АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

12

ДЕКАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Е. А. Гинстлинг* и *Л. Я. Комм*

Сдано в набор 6 IX 1976 г. Подписано к печати 1/XII 1976 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Печ. л. 11 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 16.10 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.83. Тип. зак. 1513.
М-44703. Тираж 2585.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 912 : 631.175 : 581.524.4 : 525

Н. А. Ефимова

КАРТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ПРИРОДНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПОКРОВОВ КОНТИНЕНТОВ

N. A. EFIMOVA. MAPS OF NATURAL VEGETATION COVER PRODUCTIVITY ON THE CONTINENTS

На основе выявленной зависимости величин первичной биологической продуктивности природных растительных сообществ от показателей водно-теплового режима — годовых сумм радиационного баланса и радиационного индекса сухости — по массовым климатологическим материалам определены величины продуктивности зональных типов растительных покровов и построены карты их распределения на континентах. Определены коэффициенты использования солнечной энергии природными растительными покровами и приведена карта географического распределения их на поверхности суши.

В настоящее время приобретает особую актуальность проблема исследования **ресурсов биосферы,** в частности определения действительной и **потенциально возможной** первичной биологической продуктивности растительных **покровов** (РП) в целях наиболее рационального использования, **сохранения и** восстановления высокопродуктивных растительных сообществ **и повышения** урожайности сельскохозяйственных культур.

Вследствие трудностей непосредственного определения величин полного годичного прироста органического вещества в разных типах растительных сообществ до середины 60-х годов было мало надежных данных по первичной биологической продуктивности РП. В последнее десятилетие в связи с работами по Международной Биологической программе число публикаций все более возрастает, однако эти материалы должны быть систематизированы подобно тому, как это было сделано ранее Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич (1965).

О больших трудностях интерпретации материалов по первичной продуктивности РП свидетельствует то, что опубликованные разными авторами величины годовой продукции РП для всей поверхности суши различаются в несколько раз — от 16—22 до 50—60 и 100—180 млрд тонн сухого органического вещества (сводка этих данных приведена в работе Базилевич и др., 1970).

Ограниченное количество надежных, систематизированных материалов затрудняет картирование величин первичной продуктивности природных РП. Поэтому материалы по географическому распределению продуктивности РП на поверхности суши представлены только весьма схематичными картами Лита (Lieth, 1964—1965, 1972) — на первой из них учитывался годичный прирост только надземной части растений — и картосхемой Базилевич и Родина (1967). Эта картосхема наряду с опубликованными табличными материалами и сводками указанных авторов по первичной биологической продуктивности РП основных термических поясов и суши в целом (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич и др., 1970) является наиболее надежным и полным обобщением материалов по продуктивности РП.

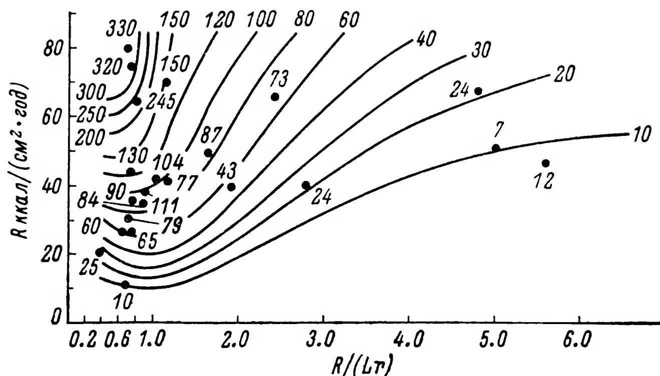


Рис. 1. Зависимость продуктивности растений (годового прироста биомассы их надземной и подземной частей в сухом весе, в ц/га) от радиационного баланса (R, ккал./см²·год) и радиационного индекса сухости (R/Lr).

Учитывая трудности изучения пространственного распределения продуктивности РП по имеющимся ограниченным эмпирическим данным, представляется целесообразным определить величины продуктивности зональных типов РП и коэффициенты использования солнечной энергии РП и построить карты их географического распределения на континентах на основе принципиально иного метода. Этот метод базируется на концепции А. А. Григорьева и М. И. Будыко (1956, 1965) о связи интенсивности основных физико-географических процессов, в том числе и продуктивности природных РП, с энергетической базой, характеризуемой величиной радиационного баланса земной поверхности и соотношением между теплом и влагой, выраженным радиационным индексом сухости.

В работах Будыко и Ефимовой (1968) и Дроздова (1969) представлены первые результаты выявления количественной зависимости продуктивности природных РП от этих показателей водно-теплового режима. Первый вариант графика связи величин продуктивности РП с годовыми суммами радиационного баланса и радиационным индексом сухости (представляющим собой отношение годовой суммы радиационного баланса к количеству тепла, необходимому для испарения годовой суммы осадков) послужил основой для определения величин продуктивности зональных типов РП и построения их карты для территории СССР (Будыко, Ефимова, 1968). При этом в основу графика были положены значения продуктивности разных типов РП, представленные в работе Родина и Базилевич (1965).

В последующие годы этот график уточнялся. На рис. 1 представлен новый график, где по вертикальной оси отложены годовые суммы радиационного баланса R, а по горизонтальной — значения радиационного индекса сухости R/Lr (r — годовая сумма осадков, L — скрытая теплота парообразования). Кривые на графике обозначают величины продуктивности основных типов РП (в ц/га), представляющие собой средние многолетние величины годичного прироста — количества сухой массы органического вещества, нарастающего за год как во всей надземной, так и подземной сферах сообщества «net primary production» (Родин, Базилевич, 1965). Для построения графика (рис. 1) использованы опубликованные (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич, Родин, 1967; Базилевич и др., 1970) значения продуктивности разных типов растительных сообществ и характерные для пунктов, в которых определялся годичный прирост биомассы РП, значения годовых сумм радиационного баланса и радиационного индекса сухости. Величины R и R/Lr были уточнены на основании использования новых климатологических данных по осадкам (Мировой водный баланс . . . , 1974) и потокам радиации (Справочник по климату СССР, ч. I, 1966—1968; Солнечная радиация . . . , 1970). Использованные для построения графика на рис. 1 данные приведены в табл. 1 (на рисунке они представлены точками с цифрами, обозначающими продуктивность РП

в ц/га). При построении графика был принят также во внимание обнаруженный рядом авторов (Арманд, 1967; Дроздов, 1969; Базилевич и др., 1970) факт увеличения продуктивности РП в условиях переувлажнения (при $R/Lr < 1.0$) при высоком энергетическом уровне ($R > 40$ ккал./см²·год) и, наоборот, при недостатке тепла увеличение продуктивности РП при более высоких значениях индекса сухости ($R/Lr=1.0$ и несколько больше).

По уточненным массовым климатологическим данным о годовых суммах осадков и радиационного баланса были определены величины радиационного индекса сухости, и затем по графику на рис. 1 установлены значения годичной продукции РП для большого числа метеорологических станций (1850) и точек (на пересечениях градусной сетки через 1—2 градуса широты и долготы) на поверхности материков. Эти материалы были положены в основу построения карт продуктивности РП для всех континентов (кроме Антарктиды, а также Гренландии). На картах проведены изолинии первичной биологической продуктивности природных РП, равные 10, 20, 40, 60, 80, 100, 120, 150, 200, 250, 300 ц/га.

Была выполнена оценка точности определенных по графику рис. 1 величин годовой продукции РП в зависимости от погрешностей использованных климатических данных. Оказалось, что при погрешностях годовых сумм радиационного баланса до ± 20 и осадков до $\pm 10\%$ погрешность величин продуктивности РП не превышает $\pm 10\%$ для условий, близких к оптимальным или резко неблагоприятных по уровню энергетических ресурсов и увлажнению. При определенных дефицитах тепла или влаги указанные погрешности годовых сумм радиационного баланса и осадков могут изменить величины продуктивности РП до ± 30—40%.

На рис. 2—9 представлены карты географического распределения величин продуктивности природных РП на всей суше земного шара, отдельных континентах и территории Советского Союза.

Самые высокие величины продуктивности РП — более 300 ц/га — характерны для территорий с годовыми суммами радиационного баланса, превышающими 65 ккал./см² при индексе сухости менее 0.8 (рис. 2). Расположение изолинии 300 ц/га почти совпадает с границей влажных тропических лесов на картах растительности. Обширные области с максимальными величинами продуктивности РП располагаются в приэкваториальных широтах. Большие территории с минимальными величинами продуктивности РП — менее 10—20 ц/га — соответствуют областям тропических пустынь Африки, Азии и Австралии и внетропических пустынь Северной и Южной Америки, Средней и Центральной Азии. В высоких и умеренных широтах на североамериканском и азиатском континентах изолинии продуктивности РП следуют в широтном направлении, при этом продуктивность РП с увеличением сумм радиации возрастает от 10 ц/га на арктических островах до 80—115 в зонах южной тайги, лесостепи и степи и до 120—130 ц/га в зоне широколиственных лесов. Заметные сгущения изолиний продуктивности РП характерны для зоны тропических саванн; здесь продуктивность РП изменяется от 30—40 ц/га в зоне опустыненных саванн до 70—80 в зоне сухих и до 120—150 ц/га в зоне типичных и высокотравных саванн.

Наиболее высокая для континентов в целом продуктивность РП характерна для Южной Америки (рис. 3), что является следствием расположения основной части ее территории в приэкваториальных широтах, характеризующихся большими ресурсами тепла и влаги. Однако и на территории Южной Америки имеются крайне засушливые условия в прибрежных пустынях Перу и Чили и высокогорных пустынях Западных Кордильер, где продуктивность РП составляет менее 10 ц/га. Можно отметить, что южнее 20° ю. ш. продуктивность РП меняется в широких пределах, и основным фактором, определяющим ее величину, является количество осадков; и только на высокогорьях и на юго-западе материка продуктивность РП ограничивается малыми годовыми суммами радиационного баланса. Величина средней на единицу площади континента

ТАБЛИЦА 1

Показатели продуктивности и водно-теплового режима*

Сообщество или зональный ландшафт, местонахождение	Полный годичный прирост фитомассы (сухой вес, ц/га*)	Радиационный баланс R, ккал./см²·год	Осадки r, мм/год	Радиационный индекс сухости R/Lr
Ожиково-злаково-кустарничково-моховая арктическая тундра, о. Б. Ляховский	10	10	250	0.67
Осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая тундра, Корякский нац. округ	25	20	900	0.37
Ельник черничник, северная тайга, Мурманская обл.	65	26	600	0.72
Ельник зеленомошник, северная тайга, Архангельская обл.	60	26	700	0.62
Ельник зеленомошник, средняя тайга, Архангельская обл.	79	30	730	0.68
Липняк осоково-снытьевый, Мордовский заповедник, Мордовская АССР	84	35	670	0.88
Ельник зеленомошник, ельник сложный, смешанный лес, средняя тайга, Нелидовское лесничество, Великолукская обл.	90	36	800	0.75
Березняк травный, Московская обл.	111	37.5	700	0.89
Дубравы, Воронежская обл.	77	41	600	1.14
Буковый лес, Центральная Европа (ФРГ, ГДР)	130	44	1000	0.73
Луговая степь, Курская обл.	104	42	700	1.00
Сухая степь, Аскания-Нова, Херсонская обл.	87	49	480	1.70
Пустынная степь, Монголия	24	40	240	2.78
Северная полупустыня, Волгоградская обл.	43	40	350	1.90
Биюргуновый полынник, пустыня умеренного пояса, плато Устюрт, Туркменская ССР	12	47	140	5.60
Суккулентная пустыня, Мешед-Мессерианская равнина, Красноводская обл., Туркменская ССР	7	51	170	5.00
Мятликовый полынник, субтропическая пустыня, Сирия	24	66	230	4.78
Лишайниково-мятликово-полынная субтропическая пустыня, Сирия	7	67	145	7.70
Сухая тропическая саванна, Индия	73	65	450	2.41
Тропическая саванна, Гана	150	70	1050	1.11
Субтропический лиственный лес, о. Кюсю, Япония	245	65	1400	0.78
Влажнотропический лес, Таиланд	320	75	1800	0.70
Экваториальный лес (вторичный), Заир	330	80	2000	0.67

* По данным, приведенным в работах Родина, Базилевич (1965) и Дроздова (1969).

продуктивности РП составляет 209 ц/га. Эта большая величина продуктивности РП является следствием оптимальной тепло- и влагообеспеченности растений на значительной части южноамериканского материка.

Энергетические ресурсы африканского континента также очень велики. Однако большая часть территории Африки в отличие от Южной Америки расположена не в приэкваториальной зоне, а вблизи северного и южного тропиков, где при пассатной циркуляции атмосферы осадков выпадает мало и огромные пространства тропических пустынь характеризуются малой продуктивностью РП (рис. 4). По мере приближения к экватору с увеличением количества осадков продуктивность РП возрастает, достигая в западной и центральной частях приэкваториальной области 300 ц/га и выше. Средняя на единицу площади материка Африки продуктивность РП составляет 103 ц/га — вдвое меньше, чем в Южной Америке.

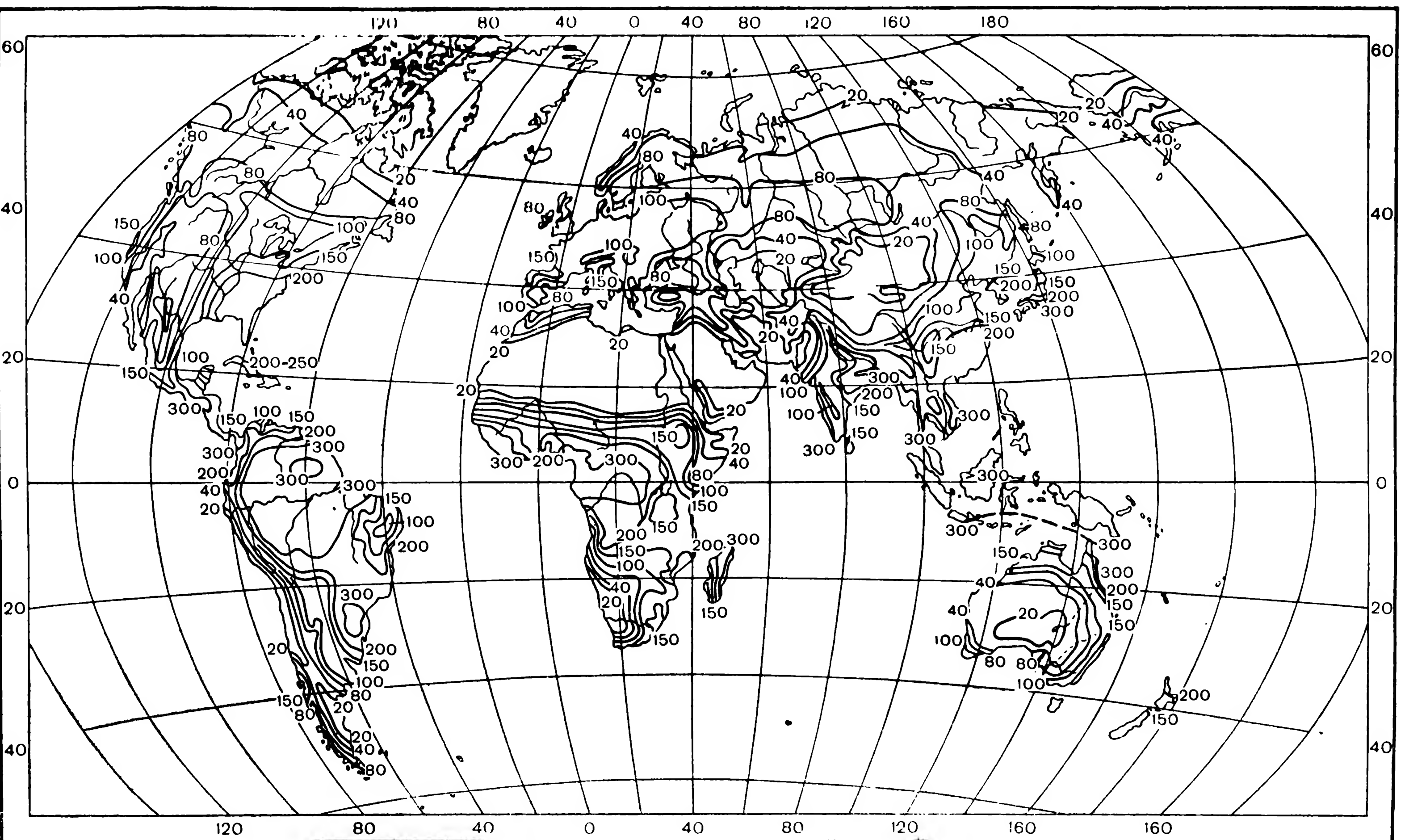


Рис. 2. Продуктивность естественного растительного покрова Земли (в ц/га; вес сухого органического вещества годичного прироста надземной и подземной частей растений).

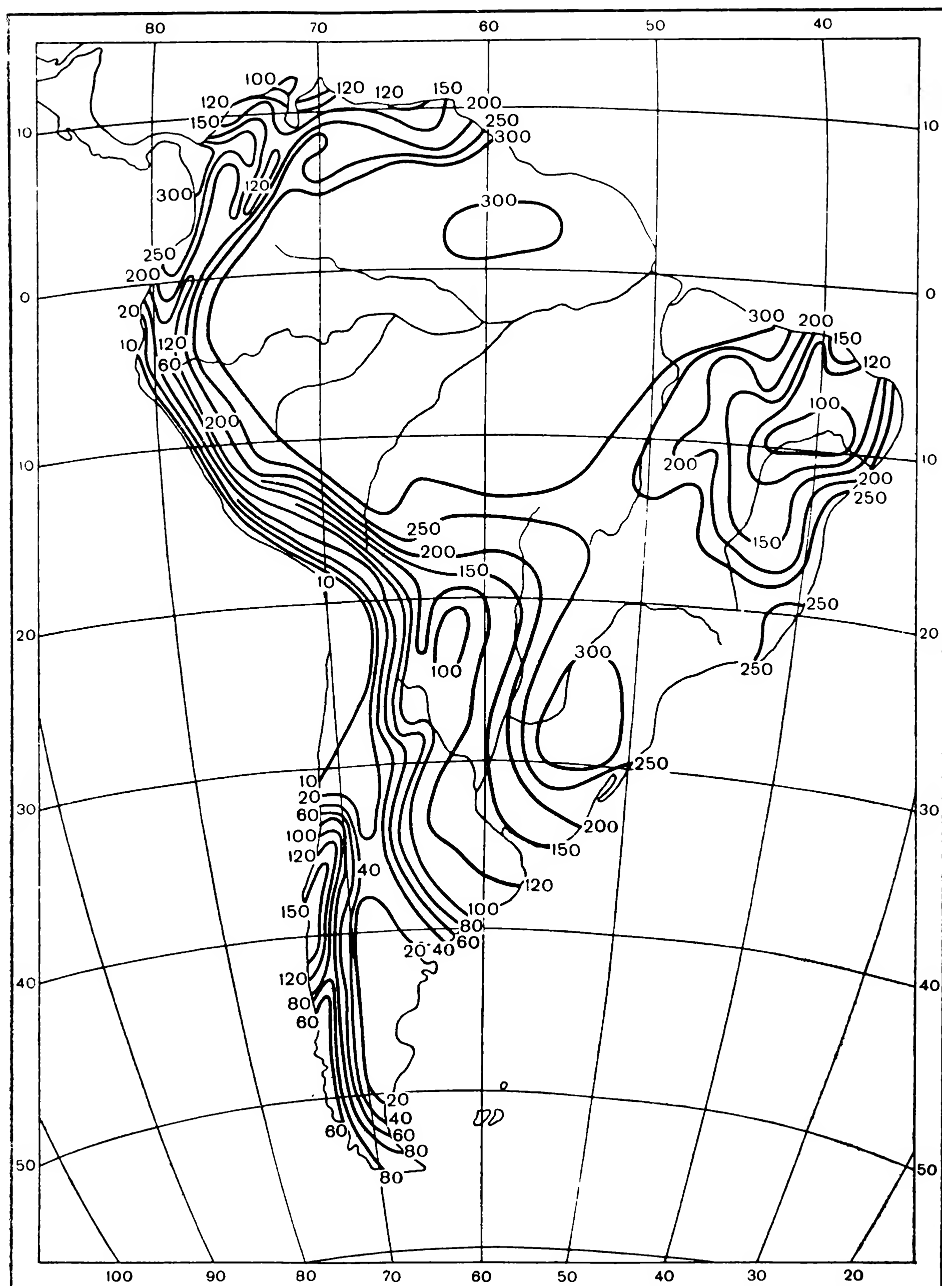


Рис. 3. Продуктивность естественного растительного покрова Южной Америки (в ц/га).

Значительная часть территории зарубежной Азии (за исключением территории СССР) расположена в низких широтах, для которых характерен большой приход солнечной радиации. Однако преобладание в течение почти всего года сухих континентальных масс воздуха на обширных пространствах Аравийского полуострова, Иранского нагорья, во внутриконтинентальных впадинах МНР и Китая, на Тибетском нагорье обусловливает очень малое количество осадков; поэтому продуктивность РП в этих областях составляет менее 10—20 ц/га (рис. 5). Большая продуктивность РП — около 200—300 ц/га — характерна для муссонных областей Индостана, Индокитая, юго-восточного Китая, Японии и Индонезии. Средняя на единицу площади зарубежной Азии продуктивность РП равна 113 ц/га.

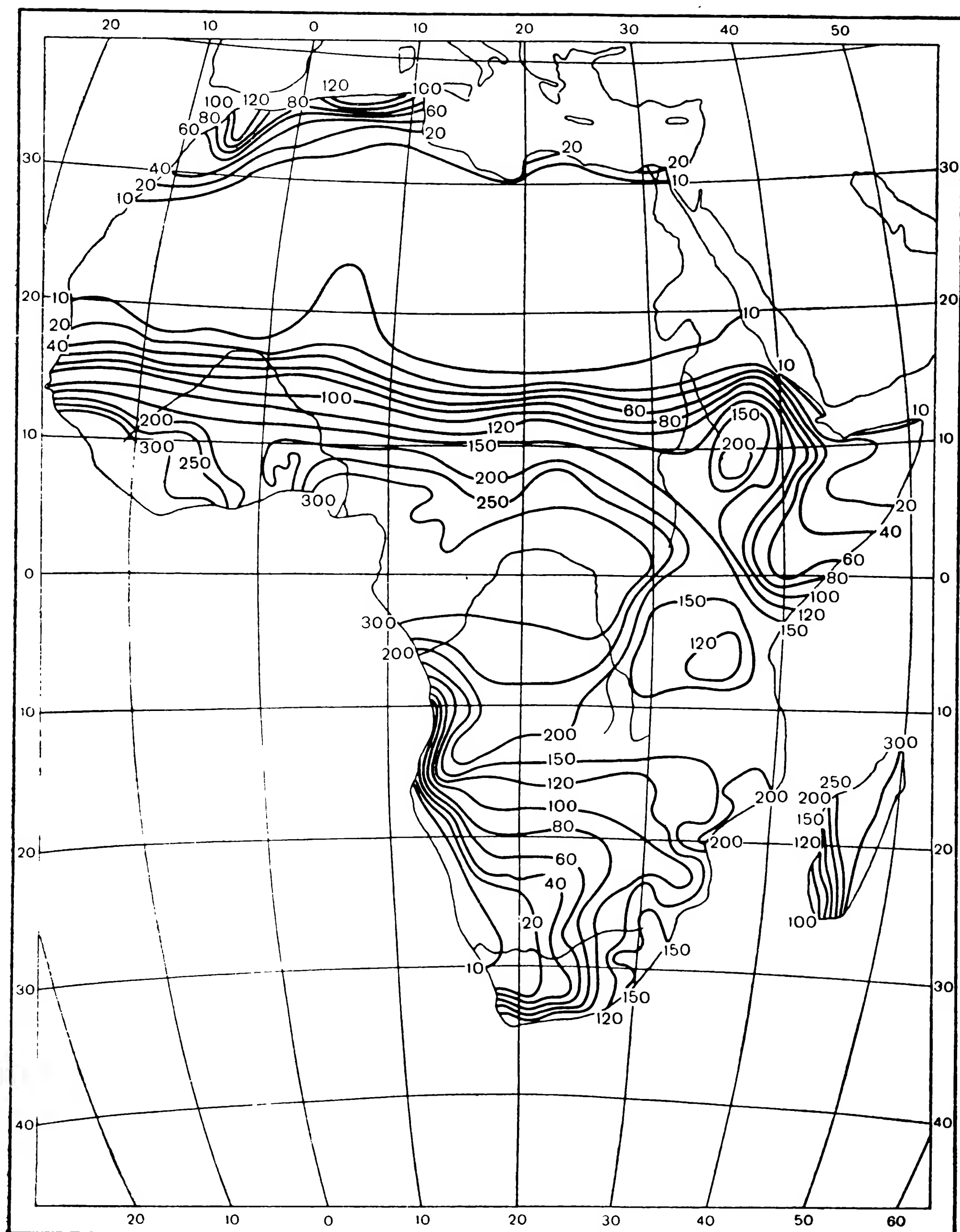


Рис. 4. Продуктивность естественного растительного покрова Африки (в ц/га).

Австралия вследствие засушливых условий климата на большей части материка имеет значительно меньшую продуктивность РП, чем та, которая обеспечивается его высокими тепловыми ресурсами (рис. 6). Так, на больших пространствах центральной и западной частей материка вследствие недостаточного количества осадков продуктивность РП составляет от 20 до 40 ц/га. По мере увеличения годовых сумм осадков она возрастает до 150—200 ц/га на севере и востоке и до 100—120 ц/га на юго-западе и юго-востоке. Средняя на единицу площади континента продуктивность РП составляет 55 ц/га. Продуктивность РП о. Новая Гвинея и Океании составляет 250—300 ц/га; на Новой Зеландии она изменяется от 200 до 120, на о. Тасмания составляет 110—120 ц/га.

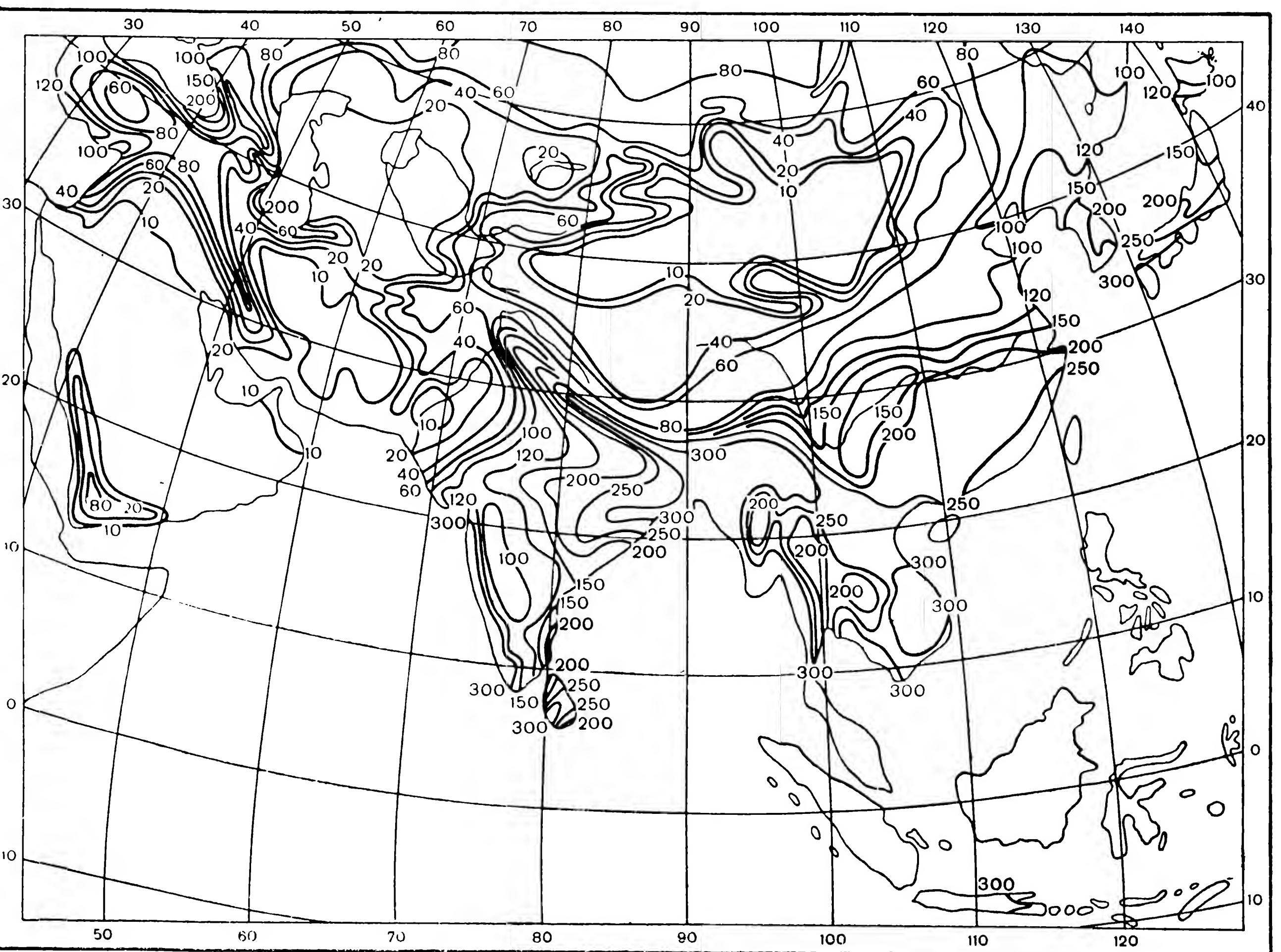


Рис. 5. Продуктивность естественного растительного покрова Азии (за исключением территории СССР) (в ц/га).

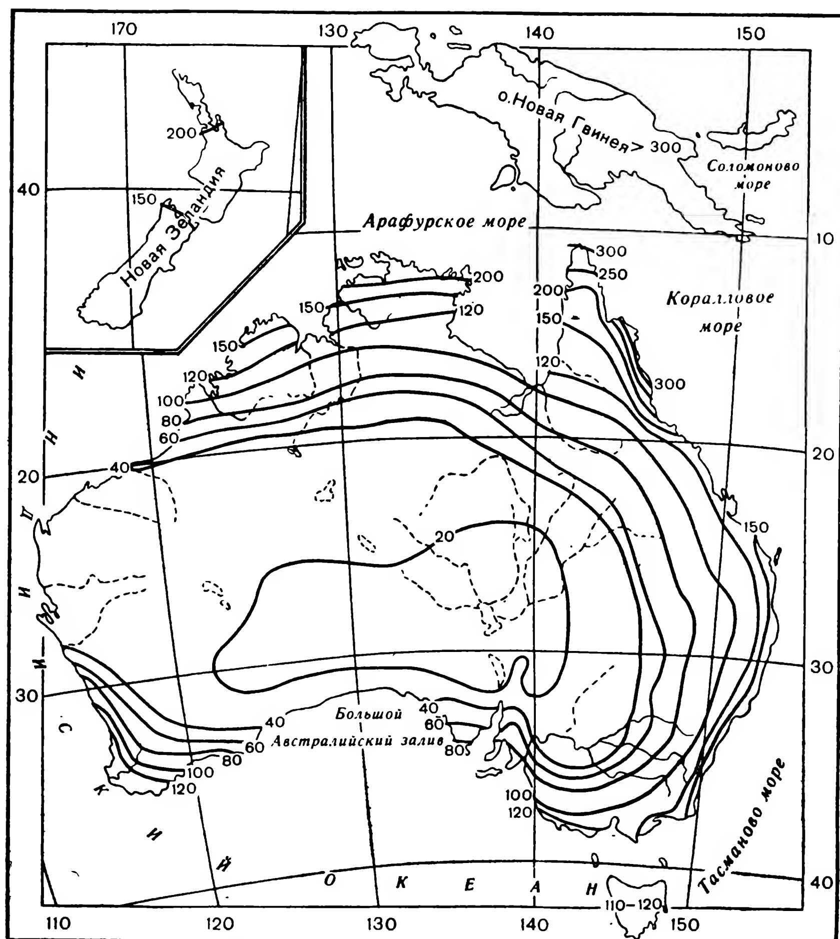


Рис. 6. Продуктивность естественного растительного покрова Австралии (в ц/га).

Особенности конфигурации континента Северной Америки, его рельеф, большая протяженность в широтном и долготном направлениях обусловливают большое разнообразие климатических условий и соответственное изменение величин продуктивности РП (рис. 7). Так, с увеличением годовых сумм радиационного баланса продуктивность РП возрастает от величин менее 10 ц/га на островах Арктического архипелага до 300 ц/га в областях Центральной Америки. В средних и субтропических широтах особенности рельефа и циркуляции атмосферы приводят к азональному изменению продуктивности РП, а именно — к ее уменьшению при продвижении от Атлантического побережья на запад в соответствии с увеличением сухости климата. Средняя на единицу площади продуктивность РП североамериканского континента составляет 82 ц/га.

Морской климат большей части зарубежной территории Европы (исключая территорию СССР) с близкими к оптимальным условиями увлажнения способствует тому, что величины продуктивности РП на значительной части территории превышают 100 ц/га, а средняя на единицу площади продуктивность РП составляет 94 ц/га. Значительно меньшие величины продуктивности РП характерны для стран северной Европы вследствие недостатка тепла и для некоторых областей южной и юго-восточной Европы вследствие недостатка влаги.

На территории Советского Союза продуктивность природных РП увеличивается при продвижении от побережья Ледовитого океана к югу от 10—20 до 80—120 ц/га в соответствии с увеличением прихода солнечной радиации и продолжительности вегетационного периода (рис. 9).

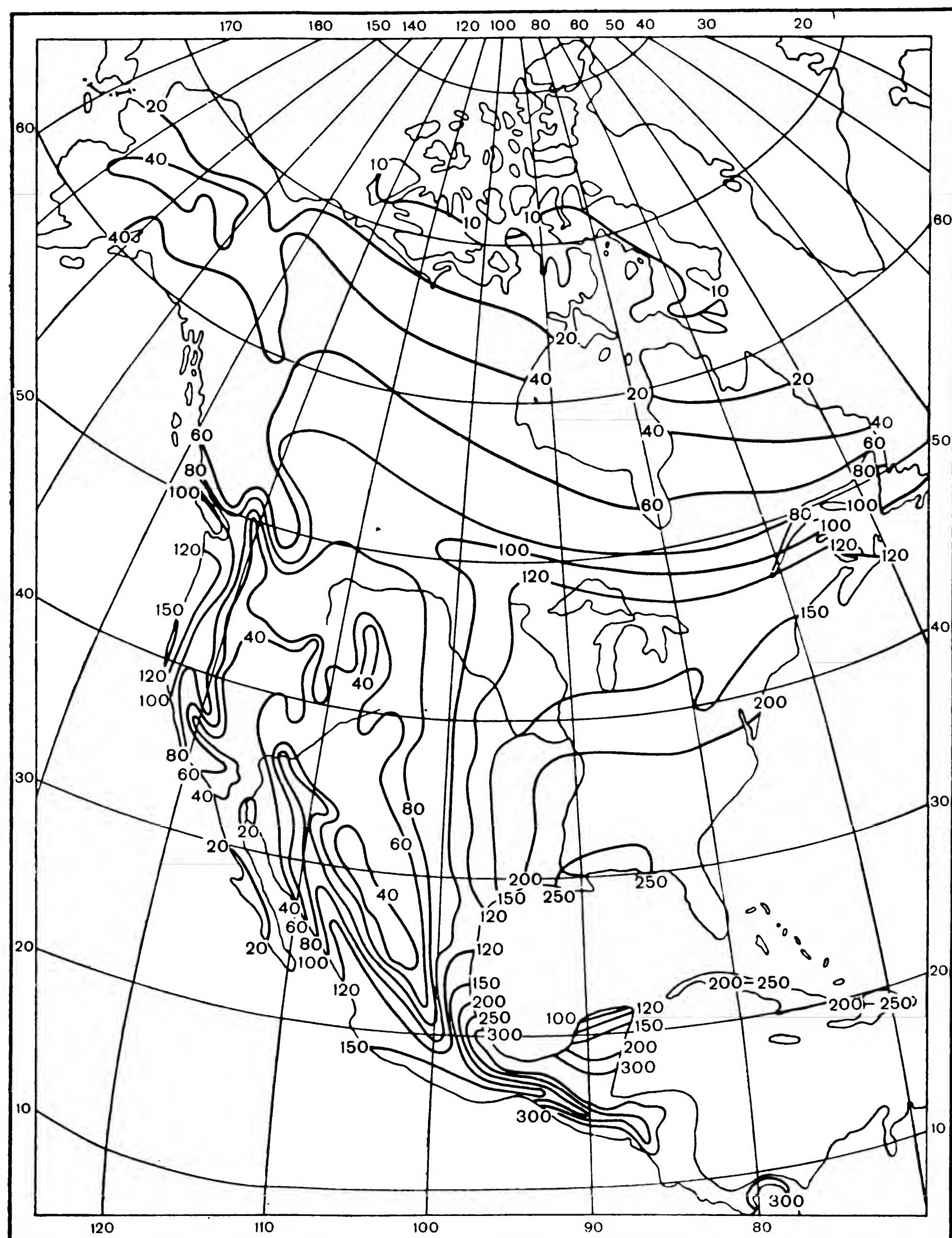


Рис. 7. Продуктивность естественного растительного покрова Северной Америки (в ц/га).

Однако возрастание засушливости при увеличении континентальности климата на юго-востоке европейской части СССР, в Средней Азии и Восточной Сибири нарушает широтный ход изолиний продуктивности РП и приводит к тому, что в наиболее засушливых областях пустынь Средней Азии продуктивность РП уменьшается до 20—10 ц/га. Наибольшие величины продуктивности РП — порядка 200 ц/га — характерны для зоны влажных субтропиков Грузии. Средняя на единицу площади продуктивность РП для всей территории Советского Союза составляет 55 ц/га, при этом в европейской части Союза она равна 76, а в азиатской — 49 ц/га.

Были выполнены подсчеты суммарных величин продуктивности РП для всех континентов при учете их истинных площадей по одноградусной

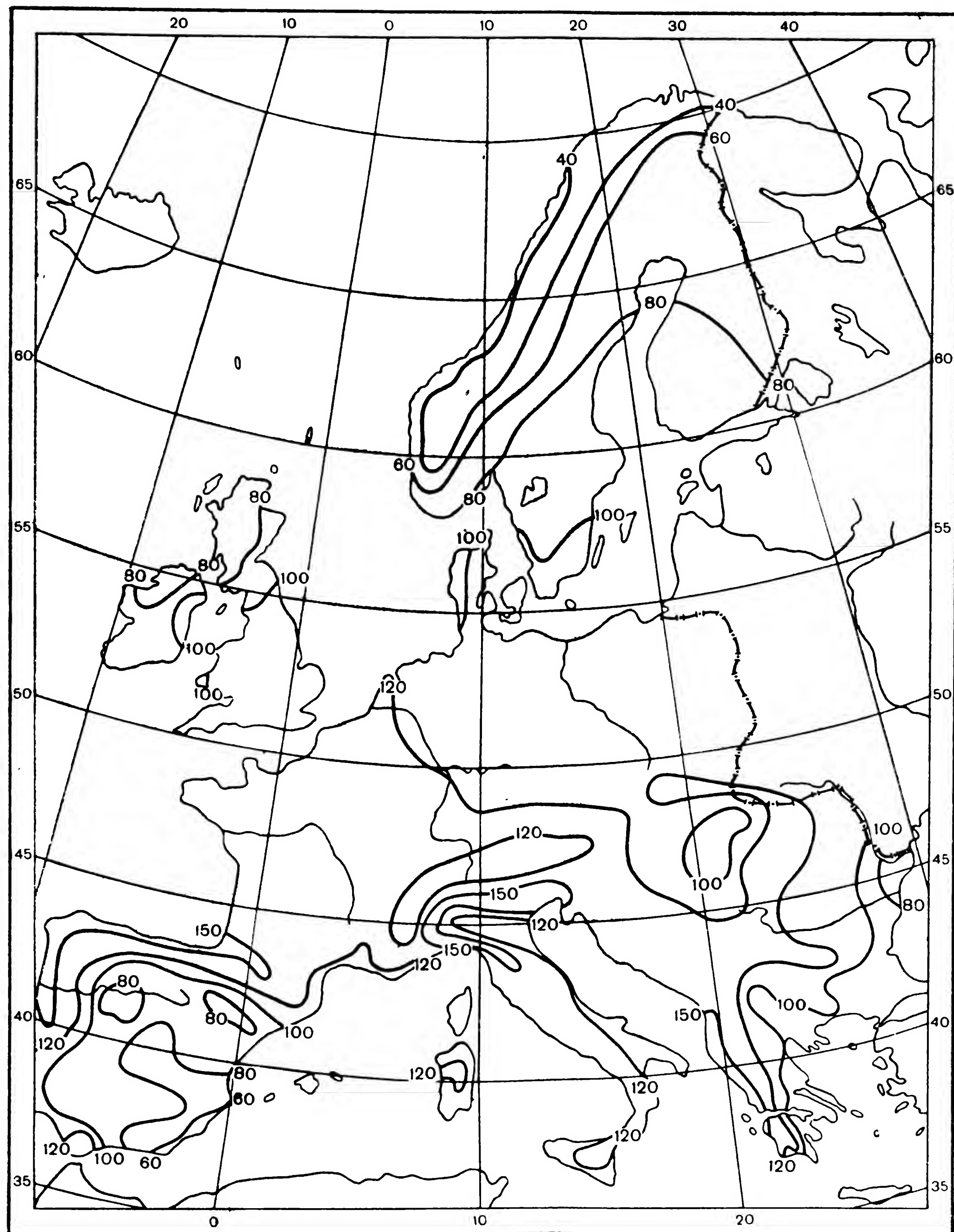


Рис. 8. Продуктивность естественного растительного покрова Европы (за исключением территории СССР) (в ц/га).

сетке. В табл. 2 приведены характеристики продуктивности природных растительных покровов для каждого континента и суши в целом. Как видно из этой таблицы, наибольший вклад в общую сумму продуктивности растительного покрова суши вносят Азия — 27%, Южная Америка — 26% и Африка — 22%, а значительно меньший — Северная Америка — 13%, Европа — 6.3% и Австралия с Тасманией, Новой Зеландией, Новой Гвинеей и Океанией — 5.4%.

Величина годичного прироста органической массы растительного покрова на всей поверхности суши составляет 141.1 млрд тонн, а средняя на единицу площади суши продуктивность РП — 95 ц/га.

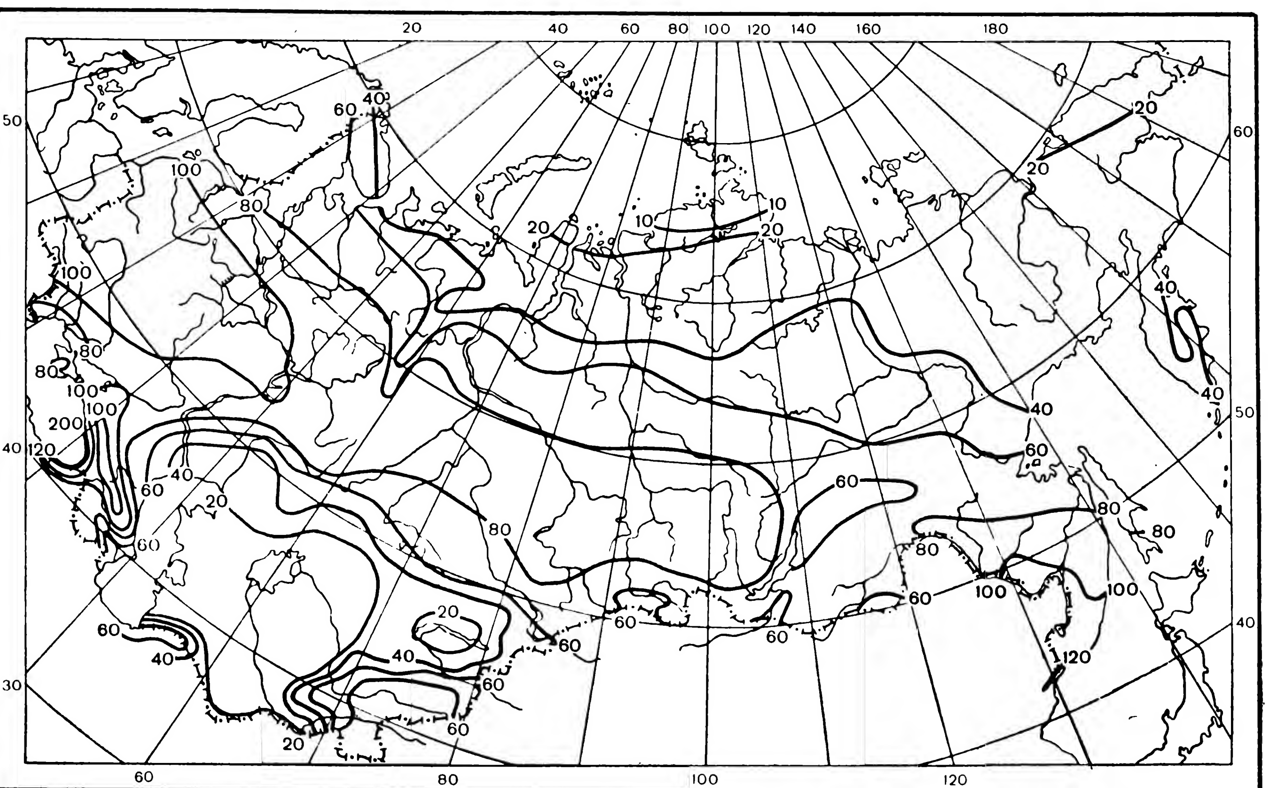


Рис. 9. Продуктивность естественного растительного покрова на территории СССР (в ц/га).

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность растительного покрова континентов (годовой прирост сухого органического вещества надземной и подземной частей растений)

	Площадь континента, млн км²	Общая продуктивность для континента		Средняя продуктивность для континента, ц/га
		млрд тонн	%	
Южная Америка	17.8	37.2	26.4	209
Африка	30.1	31.0	22.0	103
Азия	43.5	38.3	27.1	88
Австралия с Тасманией, Новой Зеландией, Новой Гвинеей и Океанией	8.9	7.6	5.4	86
Европа	10.5	8.9	6.3	85
Северная Америка	22.0	18.1	12.8	82
Все континенты (кроме Антарктиды и о. Гренландии)	132.8	141.1	100.0	107
Вся суша	149.0	141.1	—	95
Азия без СССР	26.5	30.0	—	113
Европа без СССР	5.1	4.8	—	94
Австралия (материк)	7.6	4.2	—	55
СССР	22.4	12.4	—	55
СССР (европейская часть)	5.4	4.1	—	76
СССР (азиатская часть)	17.0	8.3	—	49

В работе Базилевич и др. (1970) приведена сводка величин продуктивности растительного покрова всей поверхности суши, полученных разными исследователями. Наша величина (141.1 млрд тонн) ближе всего к величине, полученной Н. И. Базилевич, Л. Е. Родиным и Н. Н. Розовым, которая равна 172.5 млрд тонн. В основном удовлетворительно согласуется и распределение изолиний на наших картах продуктивности РП (рис. 2—9) и картосхеме в работе Базилевич и Родина (1967). Наиболее существенные различия отмечаются для области тропических саванн, где по картосхеме Родина и Базилевич продуктивность составляет 150—300 ц/га, а на наших картах постепенно увеличивается от 30—40 и 70—80 ц/га в областях опустыненных и сухих саванн до 120—150 ц/га в зоне типичных и высокотравных саванн. Различаются величины продуктивности РП для ряда областей среднеазиатских пустынь, где при учете только климатических данных продуктивность РП оказалась менее 20, а на картосхеме указанных авторов превышает 60 ц/га.

Значения продуктивности РП, представленные на наших картах, характеризуют потенциальную продуктивность не нарушенных деятельностью человека зональных типов растительности, приспособившейся за длительное время к условиям среды обитания. Это как бы фоновая картина распределения продуктивности РП в зависимости от основных климатических факторов; при этом оказывается учтенным и влияние зональных типов почв, формирующихся также в значительной степени в зависимости от климата. Полученные фоновые характеристики продуктивности РП несомненно могут существенно изменяться в разных условиях мезо- и микрорельефа, где вследствие перераспределения потоков тепла и влаги изменяются мезо- и микроклиматические условия и типы почв. Необходимо учитывать и особенности исторически сложившегося видового состава растительных сообществ. Учет влияния всех факторов на основе имеющихся фоновых показателей является следующей ступенью для получения более дифференцированных показателей распределения продуктивности растительных сообществ. Следует подчеркнуть, что при построении карт распределения продуктивности РП на материках и подсчете суммарных величин годовой продукции РП для континентов и суши в целом не учитывалось влияние антропогенного фактора.

Поскольку в настоящее время естественный растительный покров в значительной мере нарушен в результате многовековой деятельности человека, представленные значения продуктивности РП характеризуют потенциальную продуктивность как бы восстановленного (реконструированного) РП. Существующий же в настоящее время РП, вероятно, имеет меньшие величины продуктивности, так как на значительных территориях наиболее продуктивные первичные типы РП в результате вырубок и пожаров замещены вторичными, менее продуктивными; все большие площади урбанизируются и занимаются сельскохозяйственными культурами и пастбищами, и уже многие земли вследствие хищнической эксплуатации превращены в «бедленд — земли, подверженные эрозии, засолению, заболачиванию, латеритные и гипсовые коры, подвижные пески, заброшенные горные выработки и т. п.» (Рябчиков, 1972). Так, по данным этого автора, в результате деятельности человека около 5% площади суши почти лишены растительного покрова (2% — земли городского и промышленного значения и 3% — антропогенный бедленд) и около 32% земель охвачено сельскохозяйственным производством (13 — земледелие и 19 — пастбища и луга). С учетом этих преобразований, по оценке А. М. Рябчикова, величина общей продуктивности РП суши составляет около 120 млрд тонн.

На основе представленных материалов по продуктивности РП была выполнена оценка эффективности использования солнечной радиации РП. Коэффициент использования солнечной энергии определялся как отношение количества энергии, содержащейся в образовавшемся за год органическом веществе (средняя величина его теплотворной способности была принята равной 4000 кал./г), к энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР), приходящей в течение периода вегетации. Данные по ФАР получены на основании климатологических расчетов, выполненных по материалам наблюдений интегральных потоков коротковолновой солнечной радиации. Карты распределения ФАР на территории Советского Союза и континентов приведены в наших статьях (Ефимова, 1965, 1969).

На рис. 10 представлена карта распределения коэффициентов использования солнечной энергии растительным покровом континентов. Как видно из приведенных материалов, величина этого коэффициента изменяется от 0.1—0.5 в аридных областях до 0.5—1.0% в полуаридных и в полярной зонах, увеличиваясь до 1.5—2.0 в гумидных областях, характеризующихся большими величинами годичной продукции РП. По этой карте были подсчитаны средние величины количества энергии, запасенной в годичном приросте органического вещества РП, для каждого континента и суши в целом (табл. 3). Как видно из данных, приведенных в табл. 3, количество энергии, запасенной в годичной продукции РП, у разных континентов изменяется в довольно широких пределах — от 0.44 до 1.26%. По степени использования солнечной энергии (ФАР) растительным покровом материки располагаются в таком порядке: Европа — 1.26, Южная Америка — 1.13, Северная Америка — 0.94, Азия — 0.88, Африка — 0.59, Австралия — 0.44%; Советский Союз — 1.09%. Величина коэффициента использования солнечной энергии РП для отдельного континента отражает в основном степень аридности его климата. Так, наиболее эффективно используются ресурсы солнечной энергии в Европе вследствие близких к оптимальным условий увлажнения на значительной части материка. Самые малые величины коэффициентов, характерные для Африки и Австралии, свидетельствуют о больших неиспользованных ресурсах солнечной радиации на этих материках. Средняя величина использования растительным покровом солнечной энергии (ФАР) для суши в целом составляет 0.86%, а абсолютная величина энергии, заключенной в годичном приросте биомассы РП, равна $564.4 \cdot 10^{15}$ ккал.

Таким образом, применение климатологического метода определения величин годичной продукции растительных сообществ позволило получить материалы по их географическому распределению на поверхности континентов, впервые оценить суммарные значения продуктивности РП для каждого материка, определить коэффициенты использования солнеч-

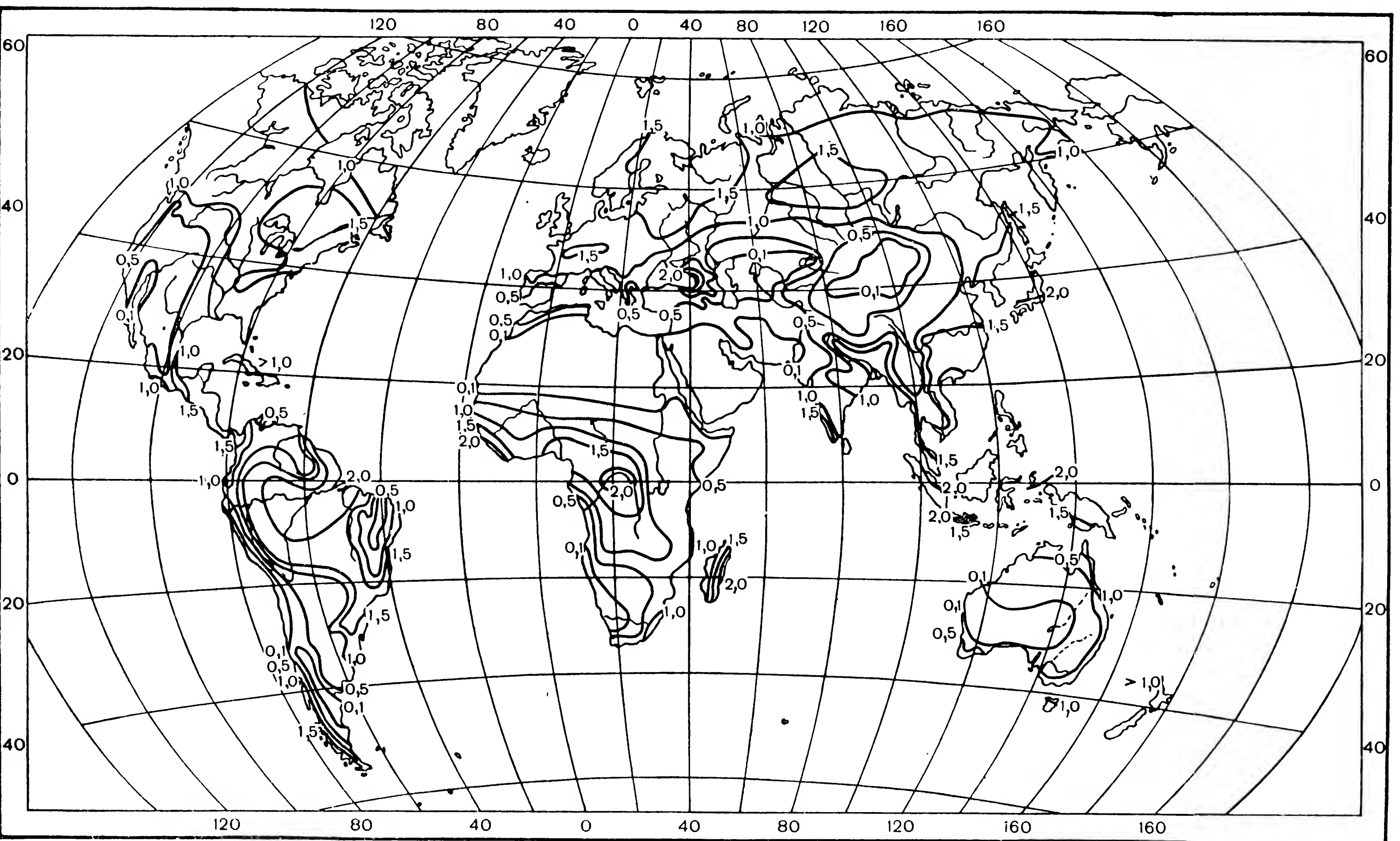


Рис. 10. Использование солнечной радиации растительным покровом Земли (в % от суммы фотосинтетически активной радиации, приходящей в течение вегетационного периода).

ТАБЛИЦА 3

Количество энергии ФАР, запасенное в полном годичном приросте органического вещества растительных покровов

	Общая продуктивность РП, млрд. тонн	Использованная энергия ФАР	
		ккал·10^{15}	в процентах от суммы за вегетационный период
Южная Америка	37.2	148.8	1.13
Африка	31.0	124.0	0.59
Азия	38.3	153.2	0.88
Австралия с Тасманией, Новой Зеландией, Новой Гвинеей и Океанией	7.6	30.4	0.44
Европа	8.9	35.6	1.26
Северная Америка	18.1	72.4	0.94
Суша в целом	141.1	564.4	0.86
СССР	12.4	49.6	1.09

ной энергии растительным покровом суши. Однако разработка проблемы определения продуктивности растительных покровов суши еще далека от завершения; решение ее связано с большими трудностями, обусловленными недостаточным количеством и качеством данных по продуктивности разных типов биогеоценозов, по характеристикам климата и других условий среды. Для успешного решения этой проблемы необходимы дальнейшие комплексные биолого-географические исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Актинометрический справочник, зарубежные страны, ежегодные данные. (1964). Л. — Арманд Д. Л. (1967). Некоторые задачи и методы физики ландшафта. В кн.: Геофизика ландшафта. — Базилевич Н. И., Л. Е. Родин. (1967). Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши земли. Изв. ВГО, 3. — Базилевич Н. И., Л. Е. Родин, Н. Н. Розов. (1970). Географические аспекты изучения биологической продуктивности. В кн.: Матер. V съезда Географического Общества СССР, Л. — Будыко М. И., Н. А. Ефимова. (1968). Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР. Бот. ж., 53, 10. — Григорьев А. А., М. И. Будыко. (1956). О периодическом законе географической зональности. ДАН СССР, 110, 1. — Григорьев А. А., М. И. Будыко. (1965). Связь балансов тепла и влаги с интенсивностью географических процессов. ДАН СССР, 162, 1. — Дроздов А. В. (1969). Продуктивность зональных наземных растительных сообществ и показатели водно-теплового режима территории. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л. — Ефимова Н. А. (1965). Распределение фотосинтетически активной радиации на территории Советского Союза. Тр. Главн. геофиз. обсерватории, 179. — Ефимова Н. А. (1969). Географическое распределение сумм фотосинтетически активной радиации. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л. — Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли. (1974). Л. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л. — Рябчиков А. М. (1972). Структура и динамика геосферы, ее естественное развитие и изменение человеком. М. — Солнечная радиация и радиационный баланс (мировая сеть), ежегодные данные. (1970). Л. — Справочник по климату СССР. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. (1966—1968), ч. I : 1—34. — Lieth H. (1964—1965). Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. Geogr. Taschenbuch. — Lieth H. (1972). Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. Angewandte Botanik, 46, 1/2.

Государственный гидрологический институт, Ленинград.

Получено 2 VII 1976.

SUMMARY

A graph (fig. 1) was constructed in which empirical values of the annual productivity of natural plant covers (the annual increase of organic matter in the aerial and underground domains of vegetation) are compared with values of radiation balance R and radiative index of dryness R/Lr (the ratio of the annual values of the radiation balance to the amount of heat L necessary to evaporate the annual precipitation r).

For the construction of productivity maps by use of fig. 1 and material on the radiation balance and the precipitation regime, calculations of productivity at many points in the continents were carried out. On the basis of these data the maps were drawn (fig. 2—9). The summary value of annual increase in the natural vegetation cover on the continents equals 141.1 tons ^{9}.

In fig. 10 a map of the distribution of the energy contained in the annual increase of the organic mass of vegetation is presented. This energy is expressed as a per cent of the energy of photosynthetically active radiation during the growing period (a calculation has been carried out considering the approximate calorific value of plant organic matter as 4000 cal g^{-1}).

The mean (for the entire area of the continents) coefficient of utilization of the energy of solar radiation equals 0.86%.

УДК 019.941 : 581.9

В. М. Шмидт

О ДВУХ НАПРАВЛЕНИЯХ РАЗВИТИЯ МЕТОДА КОНКРЕТНЫХ ФЛОР

V. M. SCHMIDT. ON TWO TRENDS IN THE DEVELOPMENT OF THE METHOD OF CONCRETE FLORAS

В порядке научной дискуссии рассматриваются и сравниваются две концепции, сложившиеся в ходе теоретического развития и практического применения метода конкретных флор, по-разному трактующие не только методику выявления их в природе, но и саму сущность конкретных флор. Показано, что флористы кафедры ботаники Ленинградского университета отнюдь не рассматривают конкретную флору в качестве минимального «выдела» флористического районирования, как считает Б. А. Юрцев (1975). Напротив, развиваемая им концепция, сужая и изменяя само понятие о конкретной флоре, сводит его в конечном счете к представлению о «флоре геоботанического района», что не соответствует идеям автора метода (Толмачев, 1931, и др.). Подвергается критике стремление к стандартизации площади участков, избираемых для изучения конкретных флор, расположенных в разных природных условиях. Репрезентативность участков зависит не только от их размеров, но и от степени разнообразия и богатства флоры в данном районе. Направление, развиваемое университетскими ботаниками, представляется более универсальным.

6—8 апреля 1971 г. состоялось организованное Комиссией Всесоюзного ботанического общества по истории флоры и растительности рабочее совещание, посвященное вопросам теоретического развития и практического применения метода конкретных флор А. И. Толмачева (1931—1935, 1941, 1970, 1974). Совещание подтвердило, что этот метод является наиболее рациональным способом выявления состава и особенностей флоры изучаемой территории и весьма перспективен для решения задач сравнительной флористики. В то же время по таким важнейшим вопросам, как сущность самого понятия «конкретная флора» и размер площади, необходимой для ее выявления, возникла дискуссия и обнаружились разные точки зрения, частично получившие отражение в печати (Малышев, 1972, 1975; Шмидт, 1972, 1975; Юрцев, 1974, 1975).

Б. А. Юрцев (1975) отметил, что в ходе развития и применения метода конкретных флор сложилось два направления, по-разному решающих указанные выше вопросы.

Первое из них оформилось в процессе работ сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР в различных районах Арктики и сотрудников Лаборатории флоры и растительных ресурсов Сибирского института физиологии и биохимии растений в Становом нагорье и на плато Путорана. Это направление, представителями которого являются Б. А. Юрцев, Л. И. Малышев и их сотрудники, привело к созданию концепции конкретной флоры как «флоры географического пункта», «пробы флористической ситуации в данной точке земной поверхности» или короче просто «пробы флоры» (Юрцев, 1975 : 72).

Второе направление, представленное флористами кафедры ботаники Ленинградского университета (Н. А. Миняев, В. М. Шмидт, Е. В. Баранова, П. М. Добряков и др.), возникло в связи с изучением флоры ряда районов северо-запада РСФСР и рассматривает конкретную флору в качестве естественной и элементарной флористической единицы.

В упомянутой выше работе Юрцев (1975) сравнивает оба направления с точки зрения развиваемой им концепции. Со многими из обоснованных им положений можно согласиться, однако ряд воззрений Б. А. Юрцева вызывает серьезные возражения. Поэтому представляется полезным изложить дискуссионные вопросы с позиций второго направления развития метода конкретных флор.

О сущности понятия «конкретная флора»

Флористический состав крупных территорий, как правило, неоднороден. В отдельных их частях он различен вне зависимости от того, имеет ли место «флористический градиент» или же изменения флоры носят дискретный характер. Поэтому, ничуть не умаляя познавательного значения описания крупных флор, следует признать, что само по себе оно недостаточно для выполнения задач сравнительной флористики. Существенные стороны флорогенеза могут остаться невыявленными, если мы будем ориентироваться на количественные и качественные показатели крупных флор, которые являются усредненными и нередко значительно отличаются от аналогичных показателей, характеризующих флоры более мелких районов, расположенных на той же территории.

Поскольку крупные флоры неминуемо носят «сборный» характер, уменьшение исследуемой территории должно вести к повышению степени гомогенности флористического состава, сложившегося под воздействием более сходных факторов на ограниченном пространстве. При сужении территории важно уловить тот предел, нарушение которого может увести из области флористики в область геоботаники. Установление этого предела означает выявление наименьшей по своему объему (элементарной, конкретной) естественной флоры. Предельная степень гомогенности таких флор обеспечивает их сопоставимость в широком географическом диапазоне.

Метод конкретных флор позволяет добиться такой сопоставимости, и в этом состоит его значение для сравнительной флористики. Другим достоинством метода является возможность с минимальной затратой времени и сил получить достаточно полное представление о флоре более крупной территории, в пределах которой изучена конкретная флора.

В соответствии с определением Толмачева (1931 и др.), конкретной флорой следует считать флору пространства, в котором совокупность населяющих его видов образует группировки и занимает те или иные участки исключительно в зависимости от местных условий среды. Конкретная флора дифференцирована экологически, но не географически. Она неделима на флористическом основании, ибо состоит из фитоценозов (Шмидт, 1972), могущих повторяться в ее пределах, но характеризующихся высоким постоянством видового состава. Таким образом, флористические различия отдельных участков конкретной флоры определяются только разнообразием условий внешней среды и в некоторой степени случайными причинами.

Флористы Ленинградского университета при выявлении конкретных флор руководствовались следующими соображениями.

По мере того, как возрастает длина радиальных маршрутов, совершаемых от исходной точки, список видов в связи с охватом новых фитоценозов вначале быстро нарастает. С исчерпанием встречающихся в данной местности экотопов это нарастание замедляется и, наконец, практически прекращается. Этот момент характеризует достижение границ площади выявления, или «минимум-ареала», конкретной флоры. При дальнейшем увеличении радиуса обследования мы сначала вступаем в «мертвую зону» (Шмидт, 1972), изучение которой почти ничего не добавляет к списку видов, но затем в известных уже типах местообитаний начинают попадаться новые или, наоборот, исчезать ранее регулярно встречавшиеся виды растений. Это сигнализирует о достижении истинных границ, т. е. «максимум-ареала», конкретной флоры. Фактически достаточно изучить «ми-

нимум-ареал», уловив паузу в притоке новых видов, т. е., вступив в «мертвую зону», но иногда эта пауза выражена не особенно четко и работу приходится продолжать до выхода на рубеж «максимум-ареала», что обеспечивает необходимую полноту инвентаризации конкретной флоры, гарантируя как от недобора свойственных ей видов, так и от включения в список чуждых ей растений.

Нетрудно видеть, что используемая нами методика изучения конкретных флор соответствует практическим рекомендациям Толмачева (1931 и др.) и его определению сущности конкретной флоры.

Юрцев (1975 : 71—72) усматривает некоторое несоответствие между авторским определением понятия о конкретной флоре и полевой методикой ее выявления, которое, по его мнению, и привело к обособлению двух направлений развития самого метода. Рассмотрим этот вопрос подробнее.

Толмачев (1931 и др.), действительно, различает понятия «конкретная флора» и «площадь, избираемая для ее изучения». В первом случае речь идет об естественной флористической единице, выделяемой при помощи флористических же критериев, а во втором — о пробной площади, размер которой должен быть достаточен для того, чтобы полученные на ней данные можно было бы экстраполировать на территорию всей конкретной флоры и с меньшей степенью уверенности — на территорию более крупного района, в пределах которого изучена пробная площадь.

В переводе на язык статистики конкретная флора — это генеральная совокупность произрастающих в ее пределах видов растений, а пробная площадь (или «минимум-ареал» конкретной флоры) — выборка из совокупности. При решении статистических задач выборка по своему объему обычно несравненно меньше генеральной совокупности. Но специфика рассматриваемой нами ситуации в том и состоит, что выборка («минимум-ареал») отличается от генеральной совокупности («максимум-ареала» конкретной флоры) лишь на величину «мертвой зоны», т. е. не более чем в несколько раз (разница выражается в единицах площади того же порядка).

Полевая методика выявления конкретных флор допускает возможность изучения как выборки, так и всей совокупности, причем получаемые в обоих случаях данные не могут сколько-нибудь существенно отличаться друг от друга. Мы не видим поэтому никакого несоответствия между практической методикой выявления конкретной флоры и ее классическим определением.

Нам кажется, что Юрцев (1975 : 71) несколько односторонне понимает статистическую сущность конкретных флор, утверждая, что А. И. Толмачев в процессе разработки своего метода рассматривал конкретные флоры Таймыра только как выборки. Статистическая сущность конкретных флор богаче своим содержанием. С одной стороны, это действительно выборки, если иметь в виду моделирование флоры более крупного района; но при сравнении конкретных флор они выступают в качестве генеральных совокупностей свойственных им видов, т. е. как целостные элементарные подразделения флоры. В таком понимании статистической сущности конкретных флор нет никакого противоречия, ибо объем генеральной совокупности задается, как известно, не математическими требованиями, а условиями решаемой в каждом отдельном случае биологической задачи.

Несоответствие определения конкретной флоры практической методике ее выявления Юрцев (1975 : 72) видит в том, что последняя, по его мнению, приводит «к выявлению состава флоры ландшафтов (местностей) различного типа, геоботанических районов и тому подобных территориальных выделов», тогда как определение конкретной флоры значительно шире и к ней приходится «относить флоры нескольких соседних местностей (геоботанических районов и т. д.), если однотипные экотопы в их пределах флористически не отличаются».

По-видимому, в некоторых случаях (Сочава, 1932; Лукичева, Сабуров, 1969; Толмачев, 1970) границы конкретной флоры, действительно, могут

совпадать с границами ландшафта или геоботанического района. Но такое совпадение является исключением, а не закономерностью, ибо в основе выделения конкретных флор, ландшафтов и геоботанических районов лежат качественно разные критерии.

Поставив перед собой задачу привести понятие о конкретной флоре в соответствие с полевой методикой ее выявления, Юрцев (1975 : 73) сужает это понятие (и одновременно изменяет методику, что будет рассмотрено во втором разделе настоящей статьи). Аргументируя необходимость сужения понятия «конкретная флора», он пишет: «конкретная флора в ее широком понимании, вытекающем из ее определения, приобретает сборный характер, представляя мозаику достаточно крупных, нередко весьма контрастных элементарных образований; тезис о неделимости конкретной флоры утрачивает силу».

Однако если под «контрастными элементарными образованиями» подразумеваются резко отличающиеся экотопы со свойственными им фитоценозами, то такая экологическая «мозаичность» конкретной флоры, отнюдь не адекватная флористической неоднородности, не может служить причиной «дробления» конкретной флоры на части.

Сужая понятие «конкретная флора», Юрцев (1975 : 73) определяет ее как флору «непрерывного пространства с более или менее однородным чередованием определенных типов местообитаний (фаций) и их сочетаний (урочищ), если при этом на всем его протяжении флористические различия однотипных местообитаний носят только случайный характер» и дополняет это определение, отмечая желательность указания на порядок размера площади конкретных флор и пороговые значения их флористических отличий.

Новым в этом определении является по существу лишь акцент на «однородное чередование определенных типов местообитаний», вызванный, очевидно, стремлением уменьшить экологическую «мозаичность» конкретной флоры, о которой говорилось выше.

Определение конкретной флоры, данное Толмачевым (1931 и др.), Юрцев (1975 : 73) предлагает относить к «элементарному флористическому району», состоящему из нескольких конкретных флор. Этот район он определяет «как непрерывную территорию, где флористические отличия однотипных местообитаний носят случайный и невекторизованный характер (уточнение классического определения конкретной флоры)».

Как видно, «элементарный флористический район» отличается, по Юрцеву, от конкретной флоры только отсутствием требования об «однородном чередовании определенных типов местообитаний», а уточнение классического определения сводится к слову «невекторизованный», которое излишне, ибо случайное не может быть направленным.

В итоге можно заключить, что сужение понятия о конкретной флоре в условиях однородной по набору экотопов местности ничего нового не дает, а в условиях экологической «мозаичности» территории ведет к описанию не флоры, а ее частей (в предельном случае — отдельных фитоценозов). Поэтому мы не видим оснований для отказа от классического определения понятия «конкретная флора».

Надо заметить, что Юрцев (1975) излишне «геоботанизирует» представление о конкретной флоре. Разумеется, фитоценотические и экологические наблюдения на территории конкретной флоры способны дать много интересного, а для решения вопроса о площади ее «минимум-ареала» попросту необходимы (Шмидт, 1972). Однако следует признать, что изучение конкретной флоры как системы популяций, как экологической системы, а также исследование места каждого вида в этих системах (Юрцев, 1975 : 70) представляет собою очень важную, но совершенно особую задачу. Подобно этому выяснение степени константности и активности видов, их роли в растительном покрове, а также состава и самобытности ассоциаций (Юрцев, 1975 : 73, 77—78), представляя несомненный интерес для геоботаники, не имеет существенного значения при изучении и сравнении собственно флор.

Комплексный подход к изучению конкретных флор является большой заслугой Юрцева, и подобного рода исследования представляются крайне желательными и перспективными. Но принципы, составляющие их основу, не должны влиять на содержание понятия «конкретная флора» и на методику ее выявления в природе. Конкретную флору необходимо выделять на основе флористических критериев, а уж затем подвергать комплексному обследованию.

Между тем «геоботанизация» представления о конкретной флоре приводит Юрцева (1975 : 76) к утверждению, что именно «флоры местностей или геоботанических районов . . . целесообразно считать конкретными флорами в более строгом понимании». Мы не можем согласиться с этим утверждением, ибо оно искажает суть разделяемого нами представления о конкретной флоре, выдвинутого Толмачевым (1931 и др.).

Юрцев (1975 : 74, 76) отмечает далее, что в основе концепции университетских флористов лежит представление о дискретности флор, тогда как развиваемая им концепция «пробы флоры» исходит из положения о «флористическом континууме».

Дискретность и непрерывность флор — две стороны единого процесса флорогенеза, отражающие диалектическую сущность становления флор в пространстве и времени. С одной стороны, флора непрерывна и это позволяет выявлять и изучать флористические закономерности на огромных территориях, а с другой — дискретна, что и предоставляет возможность флористического районирования тех же территорий.

С методологической точки зрения было бы ошибочным основывать концепцию конкретных флор на какой-либо одной из двух указанных сторон процесса флорогенеза. Поэтому мы считаем, что конкретные флоры, будучи реально существующими в природе флористическими комплексами и обладая возможностью территориального вычленения (в этом состоит их дискретность), в то же время переходят друг в друга, обнаруживая в данном смысле некоторую неопределенность своих границ (в этом мы усматриваем их непрерывность). Аналогичные мысли относительно «геонов» были высказаны ранее Бешелом (1969).

Дискретность конкретных флор значительно ниже дискретности более крупных подразделений флоры. Если сдвинуть центр конкретной флоры, не выводя его за ее первоначальные пределы, то границы конкретной флоры могут несколько измениться (именно так мы и понимаем их неопределенность). Поэтому мы вполне согласны с мнением Юрцева (1975 : 77), что в принципе любая точка суши может служить центром своей конкретной флоры.

Но тем более мы не можем согласиться с утверждением (Юрцев, 1975 : 71), что флористы Ленинградского университета представляют себе конкретную флору в качестве «элементарного флористического выдела» и что именно это представление и было принято на вооружение при флористическом районировании Псковской области (Миняев, Шмидт, 1970; Баранова, Миняев, Шмидт, 1971).

Метод конкретных флор ни его автором, ни нами никогда не рассматривался как способ флористического районирования. В силу высокой степени полноты инвентаризации конкретных флор этот метод способствует выявлению флористических соотношений на изучаемых территориях. Однако сами конкретные флоры отнюдь не претендуют на роль «элементарных флористических выделов»: как говорилось выше, их границы носят условный характер и зависят от положения на местности исходной точки. Кроме того, эти границы (несмотря на принципиальную возможность их установления) обычно строго не фиксируются, ибо подобная работа лишает метод одной из его привлекательных сторон — экономичности.

Таким образом, ни теоретические, ни практические соображения не позволяют относиться к конкретной флоре как к наименьшему флористическому «выделу». Ее специфическая особенность состоит в том, что будучи элементарным флористическим образованием она в то же время не

является единицей флористического районирования. Попытки «картирования» конкретных флор (Чопик, 1973) приводят, как отмечает сам Юрцев (1975 : 71), к весьма дробному их пониманию.

Что же касается флористического районирования Псковской области, то ни в первом его варианте (Миняев, Шмидт, 1970), ни во втором, уточненном на фитостатистической основе (Баранова, Миняев, Шмидт, 1971), конкретные флоры не фигурировали в качестве «выделов». Элементарной единицей районирования считался флористический район, несравненно более крупный, чем отдельная конкретная флора. Иной вопрос, что в каждом из выделенных районов оказалась изученной по крайней мере одна конкретная флора, с определенной степенью полноты моделирующая флору всего района. Так, по данным Е. В. Барановой (1973), конкретные флоры Псковской области содержат 75—90% видов того флористического района, на территории которого они расположены.

Развиваемая Юрцевым (1975) концепция «пробы флоры» предполагает изучение не всей конкретной флоры, а только пробной площади, т. е. «минимум-ареала» или выборки. С чисто статистической точки зрения такая постановка вопроса возражений не вызывает, а практически могла бы намного сократить объем необходимых полевых работ. Но статистическая выборка должна быть репрезентативной. Применительно к нашей задаче это означает, что «проба флоры» должна включать в себя все типы местообитаний, свойственные конкретной флоре в целом, и обеспечивать минимальное отличие списка видов по сравнению с последней.

Репрезентативность выборки обеспечивается соблюдением двух условий: надлежащим в данной ситуации способом отбора и достаточным объемом самой выборки. Поэтому выбор на местности участка для изучения конкретной флоры и определение его площади приобретают решающее значение.

Мы согласны с мнением Юрцева (1975 : 80), что выбор участка конкретной флоры должен быть сознательным (типическим), а не случайным. Лучше всего, если он основан на предварительных сведениях ландшафтологического и геоботанического характера и продиктован результатами рекогносцировки местности с учетом геоморфологических особенностей территории.

Однако вопрос о минимально допустимом размере площади выявления, обеспечивающем достаточную степень полноты инвентаризации видового состава конкретных флор, фактически почти не изучен. Знание величины «минимум-ареала», не являющееся, с нашей точки зрения, обязательным условием применения метода конкретных флор, практически содействовало бы уменьшению объема полевых работ (Шмидт, 1972). Что касается концепции «пробы флоры», то для нее вопрос о площади «минимум-ареала» в методическом отношении является решающим и требует особого рассмотрения.

О площади участка конкретной флоры

Юрцев (1975 : 74) совершенно справедливо отмечает, что размер площади выявления конкретной флоры может сильно варьировать даже на ограниченной территории. Тем более этот размер не может быть одинаковым в сильно отличающихся природных условиях. Именно это имел в виду Толмачев (1941, 1970, 1974) не считая возможным дать единые рекомендации относительно площади участков, избираемых для изучения конкретных флор, и полагая, что эта площадь в зависимости от условий может колебаться в пределах от 100 до 1000 км² (а в тропиках, по нашему мнению, и превышать последнюю цифру). Казалось бы, нет никаких оснований задаваться стандартными размерами пробных площадей для изучения конкретных флор, расположенных в различающихся по своим природным условиям районах. Тем не менее Юрцев (1975 : 78—80) настаивает на стандартизации пробных площадей, принимая в качестве основного

размера участок 100 км². Той же цифры придерживается Л. И. Малышев (1972, 1975), получивший ее на основании математического анализа литературных данных о флоре графства Беркшир (Англия). Недостаточная универсальность выводов Малышева отмечалась нами ранее (Шмидт, 1975), поэтому ниже мы считаем целесообразным рассмотреть аргументацию Юрцева (1975) в пользу стандартизации размеров пробной площади, необходимой для выявления конкретных флор.

Биологическое обоснование этой идеи Юрцев (1975 : 78) видит в том, что «равновеликие участки *при прочих равных условиях* (курсив наш, — *В. Ш.*) должны характеризоваться известным постоянством интенсивности обмена генетическим материалом (через панмиксию и разнос диаспор) между их краевыми частями». Но беда в том, что практически «прочие равные условия» почти никогда не имеют места в природе! Это тем более справедливо, если речь идет о конкретных флорах, находящихся в разных природных условиях.

В действительности различия в характере обмена генетическим материалом вызываются далеко не только разницей площадей сравниваемых участков, но и массой других факторов внешней среды, а также различием репродуктивных и других биологических особенностей видов, заселяющих территории разных конкретных флор. Таким образом, рассматриваемый аргумент носит характер абстрактного пожелания, далекого от реального положения вещей в природе.

«Стандартизация размеров пробной площади означает при прочих равных (! — *В. Ш.*) условиях равную вероятность выявления экотопов и видов с одинаковой встречаемостью, а тем самым и возможность учета соотношения видов (и экотопов) разных классов встречаемости», — пишет далее Юрцев (1975 : 79).

Никто не возьмется отрицать важность выявления подобного рода соотношений для фитоценологии, но все это не имеет прямого отношения к флористике (тем более к сравнительной флористике).

В пользу принятия в качестве основного стандарта площади 100 км² Юрцев (1975 : 79—80) приводит 6 аргументов, но ни один из них, по нашему мнению, не выдерживает критики.

Первый аргумент состоит в том, что на такой площади выявляются, якобы, основное разнообразие типов местообитаний практически любой местности и преобладающая часть видового состава конкретных флор. Мы можем согласиться с этим положением применительно к тем условиям Арктики, в которых работал Юрцев, но оно явно теряет свою силу в иных условиях. Так, для высокоарктических флор (например, для Земли Франца-Иосифа, где насчитывается всего 22—30 видов высших растений) такая площадь может быть излишне большой, а в условиях северо-запада РСФСР она, несомненно, совершенно недостаточна для выявления конкретных флор. В последнем случае причиной тому служит не только неизмеримо более сильное влияние антропогенного фактора, в результате действия которого значительные по своим размерам участки исключаются из состава естественной флоры, но и гораздо большее природное разнообразие самой флоры.

Малышев (1975) убедительно показал, что общей закономерностью изменения пространственного разнообразия флоры является его существенное увеличение по мере продвижения с севера на юг. При этом в горных странах оно заметно выше, чем на прилежащих равнинах, а в пустынях, наоборот, понижено по сравнению с соседними территориями. Им же отмечено, что на севере (особенно в Арктике) репрезентативность даже небольших участков является весьма высокой и варьирует слабо, но южнее, в условиях более богатых и разнообразных флор, такая же степень репрезентативности достигается лишь на участках значительно большей площади и варьирует сильнее.

Все это свидетельствует о том, что идея стандартизации пробных площадей для изучения конкретных флор в разных условиях противоречит географическим и экологическим закономерностям изменения разнообра-

зия и богатства флор и может быть осуществлена лишь в пределах достаточно однородных на всем своем протяжении территорий.

Юрцев (1975 : 79) пишет: «Отказ исследователей флоры Псковской области от данного (т. е. 100 км^2, — *В. Ш.*) стандартного размера пробной площади в пользу более крупного (700 или 1000 км^2) не был достаточно убедительно ими обоснован и не подкреплен соответствующими методическими изысканиями; было бы полезно привести аналогичные данные для Псковской области по пробным площадям в 100 км^2 и для Арктики по площадям в 700 или 1000 км^2 для того, чтобы иметь возможность сравнить результаты».

Мы вынуждены заметить, что исследователи флоры Псковской области ни от чего не «отказывались», ибо до них в условиях северо-запада РСФСР конкретные флоры никем не изучались и никаких рекомендаций относительно стандартных размеров пробных площадей в лесной зоне не существовало. Они просто применяли рекомендованную Толмачевым (1931 и др.) методику, предусматривающую не заложение пробных площадей, а эмпирическое определение пределов конкретных флор на местности. При этом с самого начала выяснилось, что в условиях Псковской области достаточно полное выявление видового состава конкретных флор обеспечивается при обследовании площадей порядка 700—800 км^2, что близко к размерам «максимум-ареала» (величину площади 1000 км^2 мы никогда не получали). Этих цифр мы и придерживались в дальнейшем при работах на территории северо-запада РСФСР (Миняев, Шмидт, 1970; Шмидт и др., 1973; Баранова, 1973; Костоломов, 1975).

В подтверждение сказанного приведем таблицу, данные которой касаются двух тщательно изученных конкретных флор и характеризуют уменьшение числа выявленных таксонов при сокращении обследованной площади. Из этой таблицы видно, что при уменьшении радиуса полевых работ от 15 (площадь около 707 км^2) до 6 км (площадь около 113 км^2) теряется до 22% видов и до 14—15% родов и семейств, что свидетельствует о явно недостаточной репрезентативности участков площадью около 100 км^2. При сокращении радиуса только до 10 км (площадь около 314 км^2) потери меньше, но и в этом случае весьма ощутимы.

Зависимость полноты выявления систематического состава конкретных флор от площади обследования

Показатели	Фактически зарегистрировано при радиусе			Потери при сокращении радиуса обследования до			
				10 км		6 км	
	15 км	10 км	6 км	абсолютные	в %	абсолютные	в %
Флора окрестностей пос. Любытино Новгородской области							
Число видов	538	474	436	64	11.2	102	19.0
Число родов	294	269	252	25	8.5	42	14.3
Число семейств	86	79	73	7	8.1	13	15.1
Флора окрестностей с. Полибино Псковской области							
Число видов	702	657	545	45	6.4	157	22.4
Число родов	332	311	300	21	6.3	32	9.6
Число семейств	90	88	86	2	2.2	4	4.4

Примечание. Данные по конкретной флоре с. Полибино предоставлены нам Е. В. Барановой.

Не менее существен также следующий факт: как показывает качественный анализ упомянутых потерь, на участках площадью 314 и особенно 113 км^2 мы недосчитываемся в основном редких видов, свидетельствующих об историко-географических связях данной флоры, составляющих ее спе-

цифику и потому столь важных в сравнительно-флористическом отношении. Это означает, что сравнение участков такого размера приведет к сопоставлению почти одинаковых наборов банальных (широко распространенных) видов, т. е. к получению заведомо завышенных показателей сходства, не вскроет действительных различий и качественных особенностей сравниваемых конкретных флор и лишит нас возможности проанализировать историю становления флоры на данной территории.

Что касается необходимости проведения специальных методических изысканий с целью определения размеров «минимум-ареала» конкретных флор в разных природных условиях, то мы целиком поддерживаем это предложение (Шмидт, 1972). Первые шаги в этом направлении уже предприняты.

Так, группа латвийских ботаников под руководством Л. В. Табака изучила две конкретные флоры в западной и восточной частях Курземской возвышенности. Работа проводилась путем обследования квадратов 7×7 км с последующим их объединением. Резкое сокращение прироста списка видов наблюдалось при объединении 14—15 таких квадратов, т. е. по достижении площади порядка 700 км². Об этом интересном опыте Табака доложила на одном из симпозиумов прибалтийских ботаников (г. Рига, январь 1974 г.).

Мы полагаем (Шмидт, 1972), что наиболее объективные данные о размерах «минимум-ареала» могут быть получены посредством аналогичного исследования не квадратов, а естественных фитоценозов, слагающих конкретную флору.

Второй аргумент, приводимый Юрцевым в пользу ограничения пробной площади размером 100 км², заключается в том, что при этом исчезает риск включения в конкретную флору частей соседнего «элементарного флористического района». Но это справедливо только при узком понимании объема конкретной флоры и при использовании методики «пробы флоры». Если же придерживаться классического определения конкретной флоры и методики ее выявления, рекомендованной Толмачевым, то подобного рода опасения, естественно, не возникают.

Третий довод: именно такой (100 км²) размер участка был предложен Толмачевым в 1931 г., и с тех пор по таким площадям накопился обширный сравнительный материал. Однако мы уже отмечали, что автор метода не задавался жесткими стандартами пробных площадей, а размер участка 100 км² был использован и рекомендован им для условий Арктики. Накопленный материал и относится почти исключительно к арктическим и высокогорным флорам. Репрезентативность участков упомянутого размера в арктических условиях не вызывает сомнений, но это не означает, что они сопоставимы с участками такого же размера в других природных зонах.

Следующий аргумент: именно такой (100 км²) или приблизительно такой размер квадратов принят во многих странах для картирования ареалов «сеточным способом», причем разбивка территории на квадраты произвольна. Но задачи картирования ареалов и задачи изучения конкретных флор совершенно различны, а методику выявления последних никак нельзя ставить в зависимость от удобства картирования местонахождений видов растений. Кроме того, произвольность выбора начальной точки для составления сетки квадратов и случайное положение их на местности противоречат мнению самого Юрцева (1975 : 80) о целесообразности сознательного выбора участков для изучения конкретных флор.

Пятый аргумент сводится к тому, что радиус около 6 км, соответствующий кругу площадью 100 км², характеризует оптимальную дальность однодневных эффективных пеших маршрутов с возвращением на базу. Это соображение будучи чисто практическим не может служить теоретическим обоснованием для избрания участка определенной площади. Кроме того, хорошо известно, что за один рабочий день флористы успешно справляются и с гораздо более дальними маршрутами.

Наконец, последний довод: непосредственно задается в десятичной системе порядок размеров обследуемой территории, т. е. масштаб изучаемых явлений (при размере площадки от 1 дм² до 1 м² изучаются особи, при 100 м² — фитоценозы, и т. д.). Подобная иерархия величины пробных площадей, возможно, имеет значение для фитоценологии, но мы не видим надобности экстраполировать ее на подразделения флоры, представляющие собою качественно иные, чем фитоценозы, структуры растительного покрова.

Заключение

Исходя из одновременного признания как дискретности, так и непрерывности флор мы рассматриваем конкретную флору как реально существующую в природе элементарную флористическую единицу, неделимую на флористическом основании. Установление полных границ конкретной флоры в каждом отдельном случае принципиально возможно, однако любая точка суши «окружена» собственной конкретной флорой, переходящей в соседнюю, и в этом смысле границы конкретных флор носят неопределенный характер. Поэтому мы отнюдь не считаем конкретную флору флорой «элементарного флористического выдела», т. е. наименьшей единицей флористического районирования.

В силу неизученности вопроса о размерах «минимум-ареала» конкретных флор сторонники представляемого нами направления предпочитают придерживаться правил классической методики выявления этих флор в природе. Эмпирически установлено, что в условиях лесной зоны северо-запада РСФСР достаточно полная инвентаризация видового состава конкретных флор достигается на площадях порядка 700—800 км², приблизительно соответствующих «максимум-ареалу».

Концепция «пробы флоры» основана на представлении о «флористическом континууме», признании «реальности конкретных флор как естественных флористических выделов» (Юрцев, 1975 : 82) и требует изучения пробных площадей, т. е. выборок из конкретных флор. Со статистической точки зрения такая постановка вопроса вполне правомерна, но при одном условии: выборки должны быть репрезентативны. «Репрезентативность зависит от полноты охвата исследуемым участком комплекса присущих району типов местообитания с их специфичной флорой», — справедливо отмечает Малышев (1975 : 1546). Однако идея стандартизации пробных площадей (Малышев, 1972; Юрцев, 1975) противоречит как этому условию, так и глобальным закономерностям изменения разнообразия и богатства флор в географическом и экологическом аспектах.

Если опыт показывает, что в условиях Арктики и сибирских высокогорий вполне репрезентативными являются участки площадью 100 км², а в условиях северо-запада РСФСР таковыми следует считать участки площадью 700—800 км², то эти участки с биолого-статистической точки зрения являются сопоставимыми, несмотря на 7—8-кратную разницу их площадей. Напротив, стандартизация размеров исследуемых участков, расположенных в резко различных природных условиях, создает лишь иллюзию сопоставимости конкретных флор, ибо степень полноты выявления их видового состава фактически оказывается различной. В будущем (при условии проведения специальных экспериментов по определению размеров «минимум-ареала» конкретных флор) стандартизация пробных площадей станет возможной только в пределах достаточно однородных по своим природным условиям территорий.

Стремление «геоботанизировать» понятие о конкретной флоре и представить ее в виде территориального «выдела» приводит Юрцева (1975) к тому, что это понятие искажается, сужается и в конечном счете приравнивается к понятию о «флоре геоботанического района». Естественный смысл термина «флора» при этом теряется, ибо растительное население геоботанического района, выделенного на основе фитоценологических критериев, не является флорой в собственном значении этого слова. Приходится констатировать, что Юрцев (1975), насыщая представление

о конкретной флоре геоботаническим содержанием, обедняет его флористический смысл. Еще раз подчеркнем, что мы можем лишь приветствовать комплексное изучение конкретных флор, в том числе и геоботанические изыскания на их территории, но принципы самого выделения конкретных флор в природе должны быть чисто флористическими.

Таким образом, если защищаемое нами направление имеет ряд нерешенных методических проблем, о которых упоминает Юрцев (1975 : 75), то концепция «пробы флоры» содержит их не меньше, а предлагаемый стандартный размер пробной площади (100 $км^2$), правомерный для Арктики, не может претендовать на роль единого эталона для всех природных условий.

Разумеется, обе рассмотренные в статье концепции имеют полное право на самостоятельное существование и дальнейшее развитие, но мы не можем согласиться с утверждением Юрцева (1975:82), что представляемое им направление «более универсально и по существу включает первое (т. е. «университетское», — *В. Ш.*) как широко распространенный, но все же далеко не единственный случай». Концепция «пробы флоры» представляет собой попытку модернизации метода конкретных флор, изменяет само определение конкретной флоры, сужает ее объем и предлагает иную полевую методику, в основу которой положен тезис о стандартизации «пробных площадей». Именно как частный случай эта концепция «работает» в условиях Арктики, но при переходе в другие природные зоны она сталкивается с серьезными трудностями.

Отметим, наконец, что наиболее слабо разработанной и трудной для метода конкретных флор является проблема выявления последних в горных условиях. Предложение Юрцева (1975 : 81) изучать в горах «парциальные флоры» отдельных поясов и лишь после сопоставления решать вопрос об их принадлежности к одной или разным конкретным флорам кажется нам единственно разумным выходом из положения, позволяющим при современном положении дел расширить применение метода в горных странах.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Е. В. (1973). Материалы к анализу конкретных флор Псковской области. Вестн. ЛГУ, 15. — Баранова Е. В., Н. А. Миняев, В. М. Шмидт. (1971). Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе. Вестн. ЛГУ, 9. — Бешел Р. (1969). Флористические соотношения на островах Неоарктики. Бот. ж., 54, 6. — Костоломов М. Н. (1975). Обзор конкретной флоры окрестностей поселка Большое Поле Ленинградской области. В кн.: Флористические исследования и зеленое строительство в Мурманской области. — Лукичева А. Н., Д. Н. Сабуров. (1969). Конкретная флора и флора ландшафта. Бот. ж., 54, 12. — Малышев Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2. — Малышев Л. И. (1975). Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования. Бот. ж., 60, 11. — Миняев Н. А., В. М. Шмидт. (1970). Краткая история исследования флоры Псковской области. В кн.: Конспект флоры Псковской области : 5—10. — Сочава В. Б. (1932). Высокогорная флора Дуссэ-Алиня. Бот. ж., 17, 2. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра, I—III. Тр. Полярн. комисс., 8, 13 и 25. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Чопик В. И. (1973). Высокогорная флора Украинских Карпат. Автореф. докт. дисс. Киев. — Шмидт В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ, 3. — Шмидт В. М. (1975). Биометрические исследования в области морфогенеза растений, таксономии и сравнительной флористики. Автореф. докт. дисс. Л. — Шмидт В. М., Н. А. Спасская, В. П. Вальма. (1973). Конкретные флоры окрестностей пос. Любытино и г. Холма Новгородской области. Вестн. ЛГУ, 3. — Юрцев Б. А. (1974). Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике». Бот. ж., 59, 9. — Юрцев Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 18 VI 1976.

SUMMARY

In the course of theoretical development and practical application of the method of concrete floras by A. I. Tolmatchev (1931 and other) two directions which differently treat the nature of the concept «concrete flora» itself have been formed. They also keep to different techniques of revealing concrete floras in nature. One of these trends (Yurtsev, 1975) narrows the initial concept of concrete flora and reduces it to a flora of a geobotanical region. This trend also tends to standartization of sizes of the plots chosen for concrete flora studies.

Another trend, represented by florists of the Leningrad State University including the author of this paper, sees no grounds for reduction of the concrete flora concept and for alteration of field methods of its revealing. Concrete flora is regarded as an elementary floristic unit, however B. A. Yurtsev is not right in attributing to us a tendency to present concrete flora as a unit of floristic mapping. Concrete floras gradually overlap each other, and in this sense possess a certain indefinity of their limits, which makes it impossible to use them in the function of floristic «samples». Representativity of concrete flora plots depends not only on their sizes, but also on the degree of diversity and richness of flora on the given territory. Therefore the standartization of sizes of concrete flora plots under study is possible only within the restricted limits of the territory homogenic well enough in its natural conditions.

УДК 581.14 : 582.542

Н. Г. Рытова

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ КУЩЕНИЕ ЗЛАКОВ В ВЕГЕТАТИВНОЙ ФАЗЕ (К ВОПРОСУ О ЛИСТОВОМ И АПИКАЛЬНОМ ДОМИНИРОВАНИИ)

N. G. RYTOVA. MORPHOGENETICAL FACTORS CONTROLING THE TILLERING OF GRASSES IN VEGETATIVE PHASE (ON THE PROBLEM OF LEAF AND APICAL DOMINANCE)

Рассмотрено формирование структуры злаков в вегетативной фазе на примере растений *Festuca pratensis* Huds., выращенных в травостоях разной густоты. На основании данных о сопряженном росте листьев, апекса побега и боковых почек установлено, что побегообразование в вегетативной фазе регулируется не апексом, а растущими листьями побега. Длительный рост листьев в сомкнутых травостоях ингибирует как прорастание зрелых боковых почек, так и деятельность апекса побега. Формирование боковых почек, согласно концепции фитомерного строения побега злаков, рассмотрено в связи с ростом вышележащего листа материнского побега. Выделены период эмбрионального развития боковой почки, который продолжается до завершения верхушечного роста у первого под предлистом листового зачатка (у свободно размещенных растений это совпадает с окончанием роста пластинки листа того же фитомера), и период прорастания зрелой почки, в течение которого рост почки может быть подавлен косвенно многими факторами, удлиняющими рост листа того же фитомера (и расположенных выше). В этих случаях период прорастания переходит в период вынужденного покоя и сопровождается редукцией первых листьев будущего побега.

Явление апикального доминирования, как известно, заключается в угнетении роста боковых почек или побегов растущей верхушечной почкой материнского побега. Апикальное доминирование, выраженное в разной степени, обнаружено у многих растений. Современные исследования физиологических механизмов апикального доминирования у двудольных растений обстоятельно рассмотрены Филлипсом (Phillips, 1975).

Идея об апикальном доминировании у злаков по аналогии с двудольными впервые была высказана и как будто экспериментально подтверждена Леопольдом (Leopold, 1949), а затем И. К. Киршиным и Л. В. Баевой (1966). До недавнего времени работа Леопольда цитировалась в статьях, касающихся физиологических аспектов кущения злаков (Jewiss, 1972, Langer et al., 1973, и др.), и только два года тому назад Ледлоу и Беррье (Laidlaw, Berrie, 1974) в серии опытов путем подрезания (у основания) и удаления растущих листьев показали, что эти листья, а не апекс главной оси подавляют рост боковых почек у *Lolium* spp. Изучение морфогенеза некоторых луговых злаков в травостоях разной густоты привело меня к такому же заключению (Рытова, 1972б, 1975), а анализ экспериментальных данных работы Леопольда подтвердил несостоятельность его выводов.

В одном из опытов он изучал роль апикальной почки как источника ауксина в подавлении побегообразования. Объектами изучения были 3—5-недельные растения теосинте и ячменя, выращенные зимой в теплице и, видимо, сильно этиолированные. У 20 растений каждого вида иглой разрушали верхушечные почки. Половина растений служила контролем, остальным в зону апекса трижды с недельными перерывами вво-

дили шприцем 0.1 мл раствора ауксина в концентрации 400 мг/л и еще через неделю учитывали число боковых побегов, длину и вес растений. Результаты опыта показали, что разрушение верхушечной почки стимулировало, а введение ауксина, напротив, подавляло рост боковых почек. На этом основании и был сделан вывод об апикальном доминировании у злаков. Однако данные об увеличении веса и длины растений в этом и других опытах с применением ауксина заставляют нас сделать иной вывод.

ТАБЛИЦА 1

Влияние ауксина на побегообразование, вес и длину стебля * у ячменя (16-часовой день, 50 растений) (Leopold, 1949, t. 5)

Варианты	Средние		
	число побегов	вес растений, г	длина стебля, см
Контроль	0.5	2.1	10.6
Ауксин	0.2	2.0	16.1

Примечание. * По-видимому, длина «трубки» (влагалищ листьев).

Как видно из данных табл. 1, ауксин уменьшил побегообразование на 60%, а вес растений при этом снизился только на 5% и существенно (на 50%) увеличилась длина растений. Леопольд сделал вывод, что ауксин, «угнетая побегообразование, не угнетает общего роста растения». На наш взгляд, данные таблицы позволяют утверждать, что ауксин не только не угнетает, но, напротив, стимулирует рост растений. Напомним, что в этих опытах ячмень и теосинте находились в вегетативной фазе, т. е. были представлены в надземной части розеткой листьев, поэтому усиление роста растений проявилось прежде всего в усилении роста листьев. Принимая во внимание давно установленную анатомами (Sharman, 1942, 1945) последовательность формирования частей фитомера побега злаков,[1] можно утверждать, что подавление роста боковых почек в опытах Леопольда явилось следствием усиления роста листьев, т. е. результатом не апикального, а листового доминирования.

Работа Киршина и Баевой (1966) посвящена в основном исследованию содержания свободного ауксина в растущих и закончивших рост листьях и междоузлиях *Roegneria fibrosa* и *Echinochloa crus galli* и времени появления боковых побегов II порядка. Они показали, что содержание свободного ауксина в растущих органах злаков в несколько раз выше, чем в закончивших рост. Боковая почка начинает расти только после завершения роста листа материнского побега, расположенного выше нее, и, следовательно, после снижения содержания ауксина в этом листе. Они подтвердили, что в условиях длинного дня в растущих листьях злаков содержится значительно больше ауксина, чем при коротком дне. Были повторены опыты Леопольда с разрушением апекса побега и введением вместо него ауксина. Первая серия вегетационных опытов проведена на растениях регнерии (посев 15 V). Манипуляции с растениями выполнялись 15 VI во время роста 3-го листа и появления первого бокового побега. Результаты опытов оказались отрицательными: разрушение апекса не привело к немедленному усилению кущения. Только через три недели кущение несколько усилилось за счет более раннего появления побегов III порядка. Трехкратное введение ауксина не остановило кущения, но лишь немного его замедлило. Иные результаты получены в опытах с куриным просом. Опыты были проведены в лабораторных условиях при недоста-

[1] Фитомер побега состоит из междоузлия с листом на его верхнем конце и боковой почкой, расположенной на нижнем конце супротивно средней жилке этого листа, т. е. внепазушно по отношению к листу своего фитомера.

точном освещении (на окне). Отметим, что растения, которые в поле начинают энергично куститься уже во время роста 3-го листа, в условиях опыта не приступили к кущению даже во время роста 7-го листа, т. е. несколько зрелых боковых почек у них было ингибировано продолжительным ростом листьев и находилось в состоянии покоя (как и в опытах Леопольда, проведенных зимой в теплице).[2] В этом опыте разрушение апекса главного побега стимулировало кущение, а однократная инъекция ауксина несколько задерживала его в течение 9 дней, затем кущение усилилось и достигло такой интенсивности, как у декапитированных растений. К сожалению, в работе нет данных об изменении роста листьев у опытных растений и о ярусе проросших почек; были учтены лишь время появления и число боковых побегов. Однако рассмотренная выше работа Леопольда, а также данные Суге и Ямада (Suge, Yamada, 1965), опрыскивавших ауксином неповрежденные растения пшеницы и получивших некоторое снижение побегообразования за счет более медленного появления новых листьев на главном побеге, позволяют утверждать, что в опытах Киршина и Баевой ауксин также замедлял побегообразование косвенно, усиливая рост уже растущих листьев материнского побега.

Результаты опытов Леопольда и особенно Киршина и Баевой убеждают в том, что само понятие «апикальное доминирование» для злаков в вегетативной фазе недостаточно определенно. Укороченный (розеточный) побег злаков в надземной части имеет несколько линейных двучленных листьев, основания которых сильно сближены (до нескольких миллиметров) и скрывают верхушечную и боковые почки. Такое строение вегетативного побега затрудняет опыты, в которых изучают влияние на боковые почки 1) апекса побега с листовыми зачатками разного возраста; 2) интенсивно растущих листьев побега, расположенных выше и ниже исследуемых боковых почек. Следует различать воздействие на боковые почки не только апекса побега (вегетативного или репродуктивного) и интеркалярной меристемы удлиняющихся междоузлий (Киршин, Баева, 1966; Jewiss, 1972), но также интеркалярной меристемы интенсивно растущих листьев.

Несколько слов о подходе к изучению роста злаков в связи с их общей морфологией. В настоящее время процесс формирования и строение побега злаков изучены почти исчерпывающе и обобщены в ряде работ (Barnard, 1964; Milthorpe, Ivins, 1966; Серебрякова, 1971, и др.).

Для изучения роста злаков в вегетативной фазе наиболее существенным, на наш взгляд, являются членистое (фитомерное) строение побегов и последовательность, в которой формируются части каждого фитомера: после заложения примордия на конусе нарастания побега «базипетальная волна роста» сначала формирует пластинку листа, затем влагалище, междоузлие, боковую почку и придаточные корни (Sharman, 1942). У злаков, следовательно, боковая почка в процессе роста связана с вышележащим, а не кроющим листом материнского побега. Недавние работы подтвердили и более тесные васкулярные связи боковой почки с вышележащим листом (Hich, Sharman, 1968; Fletcher, Dale, 1974). Известно также, что боковая почка не начинает расти, пока лист выше нее не закончит рост (Mitchell, 1953). Это наблюдение Митчелла, вполне согласующееся с фитомерной концепцией строения и развития побега, было неоднократно подтверждено в работах разных авторов (Friend, 1965; Киршин, Баева, 1966; Серебрякова, 1971, и др.).

Таким образом, в отношении сосудистых и физиологических связей боковая почка тяготеет к листу над ней, а не к «своему» кроющему листу (см. также: Williams, 1970; Серебрякова, 1971). Связь боковой почки с листом фитомера отчетливо выявляется при изучении их сопряженного роста и использована нами при исследовании роста и побегообразования у злаков (Рытова, 1967, 1972а, 1975).

---

[2] При слабом освещении рост листьев усиливается, а кущение подавляется (Mitchell, 1953а, б; Лебедев, 1963; Корякина, 1964; Friend, 1965, и др.).

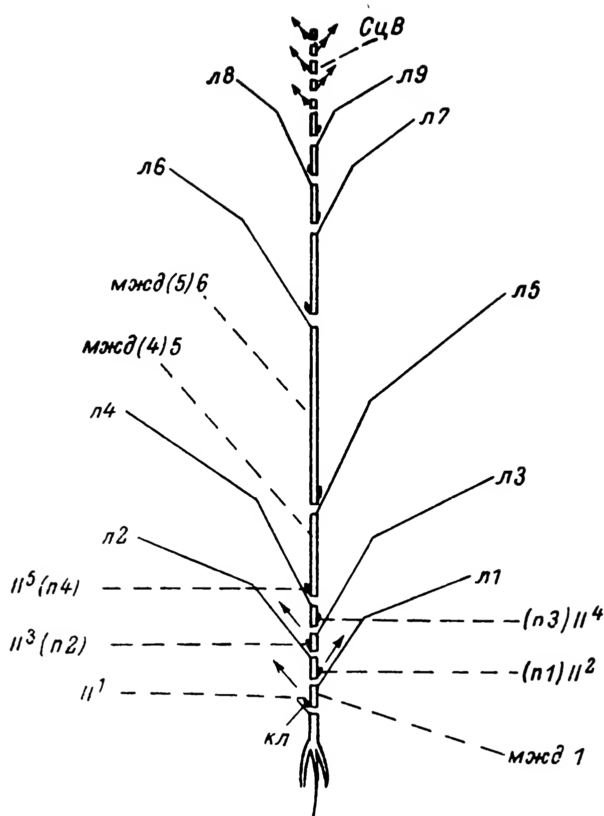


Рис. 1. Схема фитомерного строения *Triticum aestivum* по Джюису (Jewiss, 1972) с обозначением почек и междоузлий по ярусу соответствующего фитомера.

л1—л9 — листья с 1-го по 9-й, *сцв* — соцветие; *мжд1—мжд6* — междоузлия; II^1—II^5— почки растущие (*со стрелкой*) и покоящиеся; *кл* — колеоптиль. *В скобках* обозначения Джюиса.

В последние годы идея фитомерного строения побега злаков начинает проникать и в работы физиологов, изучающих различные аспекты регуляции побегообразования. Так, в работе Джюиса (Jewiss, 1972 : 74) побег изображен расчлененным на фитомеры в понимании их анатомами. Однако боковые почки и междоузлия он обозначает по-старому, т. е. по ярусу кроющего листа. Более того, и формирование почки он рассматривает в связи с кроющим, а не вышележащим листом. Следуя Шармену (Sharman, 1942), мы предлагаем обозначать междоузлия и боковые почки (боковые побеги) по вышележащему листу, составляющему с ними единый фитомер (рис. 1). Такое обозначение вполне согласуется с фитомерной концепцией побега злаков и упрощает методику изучения сопряженного роста в пределах фитомера, побега или растения в целом.

В связи с обсуждаемым вопросом (листовое или апикальное доминирование регулирует кущение злаков в вегетативной фазе развития?) должны быть рассмотрены этапы формирования боковой почки, соотнесенные с формированием и ростом вышележащего листа и с деятельностью апекса материнского побега. Необходимо также определить, какая боковая почка является зрелой, т. е. способной прорасти в боковой побег, и с какого момента в жизни почки можно говорить о ее ингибировании.

Очевидно, рассматривая вопрос о доминировании апекса побега, следует ввести объективный показатель его активности. Таким показателем может служить ритм заложения листовых зачатков или величины пластохронов. Пластохроном, как известно, называют отрезок времени между заложением на апексе двух соседних листовых зачатков. Шкала пластохронов отражает ритм деятельности апекса побега. Временные значения последовательных пластохронов побега не остаются постоянными в течение вегетативной фазы, особенно при изменении условий роста или при переходе к репродукции. Можно думать, что ускорение отчленения листовых примордиев сопровождается усилением апикального доминирования и, наоборот, при замедлении листообразования влияние апекса ослабевает.

На основании упоминавшихся работ Шармена мы принимаем, что начало формирования боковой почки (первые деления клеток) совпадает с вычленением листового зачатка над ней и может быть определено по шкале пластохронов. При таком подходе возможная ошибка в установ-

лении начала развития боковых почек будет, вероятно, во всех случаях сходной и для нашего исследования несущественной. Боковую почку мы считаем проросшей при появлении верхушки 1-го листа из влагалища кроющего листа материнского побега, как это и принято (Jewiss, 1972). С повышением яруса почки увеличивается путь, проходимый ее первым листом внутри влагалища кроющего листа (так как длина последовательных листьев материнского побега возрастает в период активного роста). Прорастание созревшей почки может быть задержано и сопротивлением влагалища кроющего листа (Williams, Metcalf, 1975). Однако в это же время возрастает и скорость роста растения, а следовательно, и прорастающей почки. Можно думать, что эти факторы отчасти уравновешивают друг друга и не они влияют на скорость прорастания почек разных ярусов.

Частота появления листьев на материнском побеге имеет прямое отношение к этапам формирования боковых почек и поэтому должна быть точно установлена. Особенно важен момент завершения роста пластинки листа, так как, согласно нашим наблюдениям, с ним совпадает созревание боковой почки этого же фитомера и начинается новый период в жизни почки — прорастание (у свободно размещенных растений). У разных злаков на побеге одновременно растут от одного до двух-трех листьев и более, т. е. периоды роста соседних листьев частично совпадают. Определить частоту появления листьев на побеге позволяют периоды несовпадающего их роста, или филлохроны; термин этот предложен Бантингом (Bunting, 1965, цит. по: Anslow, 1966). Филлохрон — это период роста части листа — от отпечатка язычка у его верхушки (результат давления язычка нижесидящего листа в период совместного роста в «трубке» побега) до основания пластинки, после чего начинается новый филлохрон, а рост листа продолжается за счет удлинения его влагалища одновременно с ростом пластинки следующего листа. У *Festuca pratensis* и *F. rubra* на побеге одновременно растут 1—2 листа и филлохрон почти совпадает с периодом роста листовой пластинки. У *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata* и некоторых других злаков одновременно растут 2—3 листа и каждый филлохрон охватывает только часть периода роста пластинки соответствующего листа. Шкала филлохронов показывает частоту развертывания листьев на побеге, а точнее — сроки окончания роста пластинок последовательных листьев. Обычно частоту появления листьев устанавливают по числу их, развернувшихся за определенный срок, или по времени фактического появления верхушки каждого нового листа на побеге (Anslow, 1966), что недостаточно точно. Несмотря на временно́е неравенство отдельных филлохронов, шкала их, как и шкала пластохронов, может быть принята для измерения «биологического возраста» растения (побега).

Наши наблюдения показали, что продолжительность прорастания боковых почек зависит и от скорости роста листьев, поэтому значения последних приведены на графиках. В наших работах принят показатель абсолютной скорости роста листьев, т. е. суточные линейные приросты в сантиметрах, а не показатель относительной скорости роста, как обычно (Williams, 1964). Абсолютная линейная скорость роста характеризует активность интеркалярной меристемы листа, что отражает физиологическое состояние растения. При расчете же относительной скорости роста предполагается, что лист растет всей поверхностью. Для линейного листа злаков с четко выраженной зоной вставочного роста это допущение неверно.

Изучение роста и развития злаков проведено на *Festuca pratensis* в 1970 г. в опытном хозяйстве Главного ботанического сада АН СССР в Подмосковье. Данные частично опубликованы и подробно изложена методика, принятая в наших работах (Рытова, 1972а). Изучались особенности формирования отдельных растений овсяницы луговой при разных способах размещения растений: 20×20, 10×10, 8×8, 6×6, 4×4, 3×3, 1.5×1.5 см. В каждом варианте наблюдения велись на пяти модельных растениях. Фиксировались время появления

и ход роста листьев на главном побеге, время появления боковых побегов II порядка и длина их первого листа. Кроме того, раз в неделю выкапывали несколько других растений и под бинокуляром определяли число листовых зачатков в верхушечной и боковых почках. По окончании прижизненных наблюдений за ростом модельных растений они также были подвергнуты морфологическому анализу. Полученные таким образом данные позволили представить на графиках последовательные этапы формирования растения: заложение и рост листьев на главном побеге и заложение, формирование и прорастание боковых почек, соответствующих им.

Формирование *Festuca pratensis* в разреженных и густых травостоях. На рис. 2 представлены данные о развитии отдельного растения овсяницы в первые 50 дней жизни при размещении 20×20 см (контроль). Листовые зачатки на конусе нарастания побега появлялись весьма равномерно (шкала пластохронов — рис. 2, *V*); величина пластохрона составила в среднем 3 дня, в то же время листья на побеге разворачивались значительно медленнее (рис. 2, *IV*) — примерно каждые 5.5 дня. Из-за несовпадения ритмов заложения и роста листьев емкость верхушечной почки увеличилась с двух листовых зачатков при прорастании до 8 ко времени завершения роста 9-го листа. Скорость роста листьев равномерно увеличивалась от 1-го к 9-му листу (с 0.4 до 2.3 см/сут.). Боковые почки появлялись регулярно с интервалами 4—6 дней (рис. 2, *VI*); продолжительность их формирования составила 18.4 дня у почки II^3 и 22.4 у почки II^7, периоды прорастания колебались от 2.0 до 6.4 дня. В строении 1-го листа боковых побегов отразились даже небольшие задержки в прорастании почки (табл. 2): длина 1-го листа, особенно его пластинки, оказалась тем меньше, чем продолжительнее был период прорастания.

ТАБЛИЦА 2

Этапы формирования боковых почек II порядка у *Festuca pratensis* и строение первого листа побегов, развившихся из них

Ярус почек (побегов)	Продолжительность формирования почки в днях, в том числе:		Продолжительность прорастания почки в днях	Длина 1-го листа, см		
	конуса нарастания	листовых зачатков		пластинки	влагалища	общая
II^2	—	—	2.0	5.1	0.5	5.6
II^3	12	6.4	2.5	5.4	0.8	6.2
II^4	13	6.2	3.8	4.8	1.1	5.9
II^5	14	6.8	6.4	—	—	—
II^6	15	6.6	6.4	2.0	2.7	4.7
II^7	16.4	6.0	5.8	3.1	2.8	5.9

Ход формирования растений в густом травостое (3×3 см) в первые 25 дней жизни не отличался от такового у контрольных растений (рис. 3). Различия наступили во время завершения роста 5-го листа, когда стало сказываться взаимное затенение растениями оснований побегов, что привело к небольшому усилению роста влагалища 5-го листа. Заметнее повлияло затенение на рост 6-го листа: возросли скорость роста и общая длина листа (соответственно на 33 и 45% по сравнению с контролем). Очередной боковой побег II^5 не появился, что свидетельствует об ингибировании его почки. С появлением 6-го листа на главном побеге и соответствующих листьев на боковых побегах II^2—II^4 затенение оснований побегов продолжало возрастать, что в свою очередь изменило характер роста последующих листьев. Так, скорость роста 7-го листа возросла до 3.2 см/сут. (против 2 см/сут. у контрольных растений), увеличилась и продолжительность филлохрона (6 суток против 2.6). В соответствии с изменившимися параметрами роста длина 7-го листа возросла более

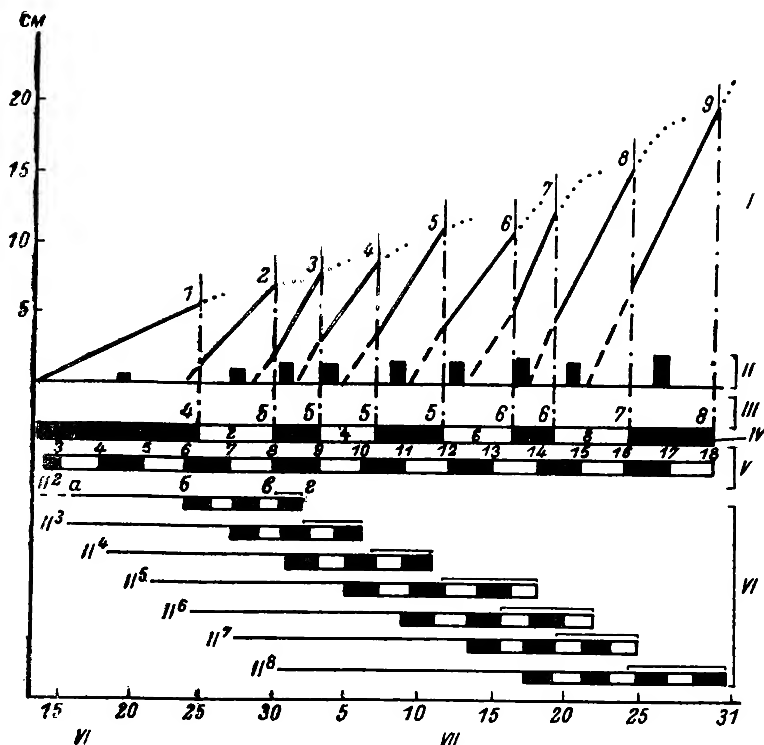


Рис. 2. Сопряженный рост листьев, апекса и боковых почек у *Festuca pratensis* при размещении растений 20×20 см.

I — рост листьев на главном побеге, *штриховой* и *сплошной* линиями обозначены кривая роста пластинки листа (*сплошная* линия — филлохрон, точками — кривая роста влагалища листа); *II* — суточные линейные приросты листьев (в см); *III* — число листовых зачатков в почке по филлохронам; *IV* — шкала филлохронов; *V* — шкала пластохронов; *VI* — развитие боковых почек 2—8-го фитомеров: *аб* — формируется конус нарастания, *бв* — предлист и 2—3 примордия, *ав* — эмбриональный период формирования почки, *вг* и *прямоугольная скобка* — период прорастания и частичной редукции 1-го листа (почки II^9 и последующие не показаны).

чем в 2 раза (она составила 32, а в контроле — 15 см). У некоторых растений (скороспелые особи) во время роста 7-го листа апексы преобразовались в зачаточные соцветия, и тогда скорость роста последующих листьев продолжала возрастать, а филлохроны сократились. В данном случае апекс остался вегетативным и заложение листовых зачатков на нем замедлилось (рис. 3), скорость роста 8-го листа снизилась, тогда как филлохрон удлинился до 12 дней. Скорость роста 9-го и последующих листьев продолжала снижаться, а периоды роста возрастать. После смыкания травостоя новые побеги не появлялись.

На рис. 4 показано формирование растений при размещении на площади 1.5×1.5 см. Смыкание растений началось во время роста 4-го листа, 5-й и 6-й листья росли в условиях усиливающегося затенения оснований побегов, что сначала стимулировало их рост — средние приросты составили около 2 см/сут., заметно возросла длина их филлохронов; 7-й лист начал расти в условиях почти полного затенения оснований побегов, скорость его роста снизилась вдвое по сравнению с 6-м листом (0.9 см/сут.), а филлохрон растянулся до 22 дней и почти в 6 раз превысил контроль. Заложение листовых примордиев замедлилось (рис. 4, *V*). Кущение ограничилось появлением побегов II^2 и II^3; почки II^4, II^5 и последующие в рост не тронулись.

При размещении растений на площадях 10×10, 8×8, 6×6, 4×4 см затенение оснований побегов наступило во время роста соответственно 11—12-го, 10—11-го, 8—9-го и 7—8-го листьев, вызвав увеличение его продолжительности, что в свою очередь коррелятивно затормозило рост боковых почек и снизило интенсивность кущения растений. Возросла также длительность пластохронов на апексах главного и боковых по-

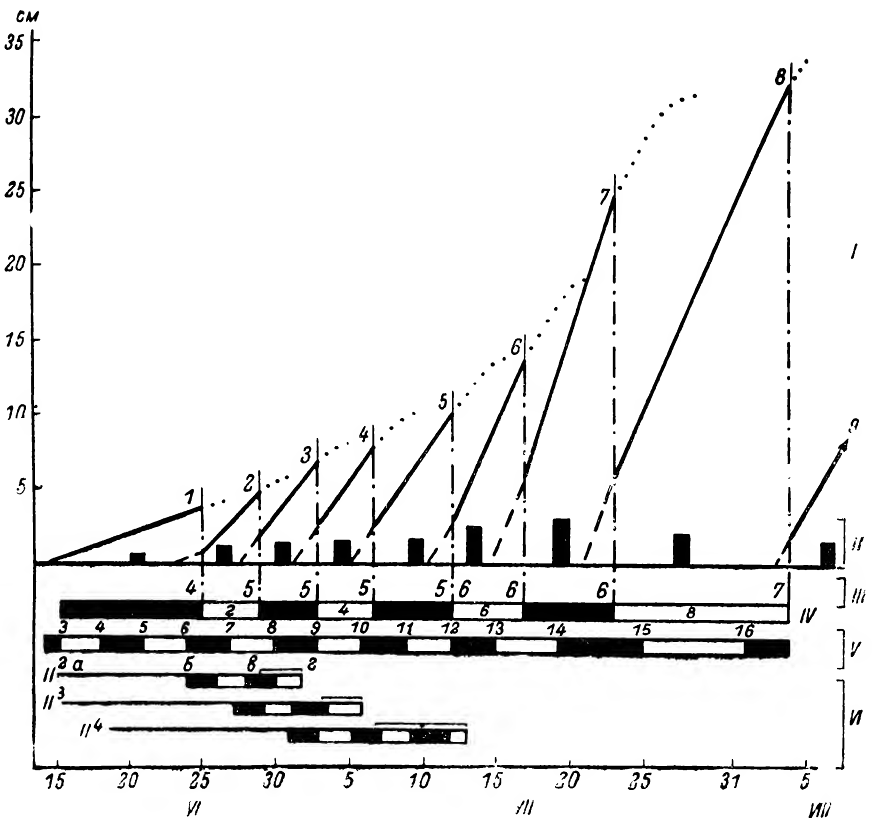


Рис. 3. Сопряженный рост листьев, апекса побега и боковых почек у *Festuca pratensis* при размещении растений 3×3 см.

Обозначения те же, что на рис. 2 (почки II^5 и последующие не показаны).

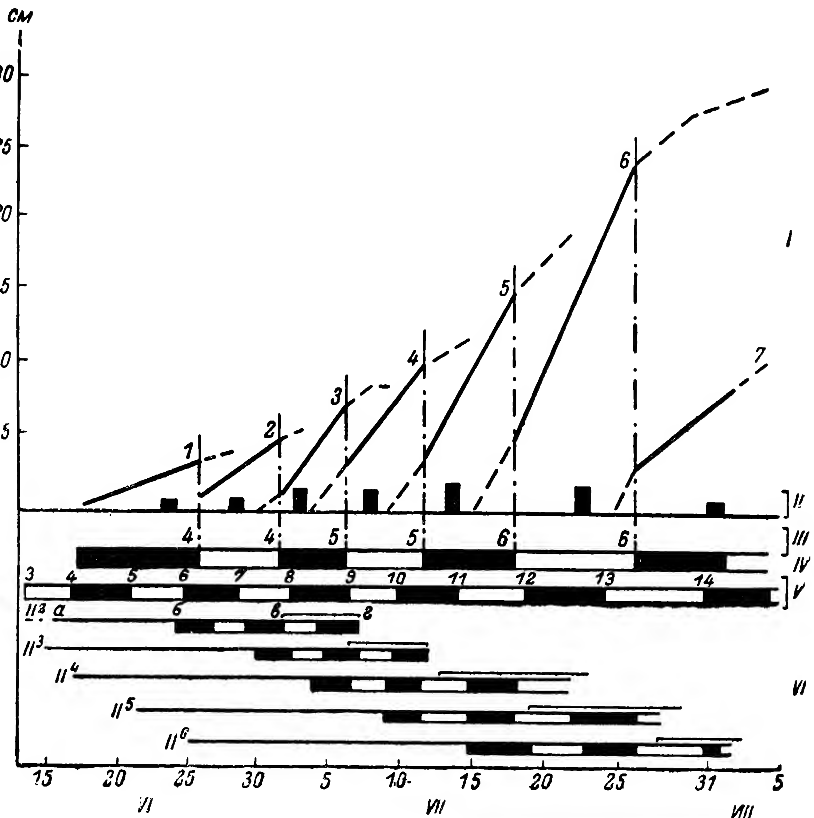


Рис. 4. Сопряженный рост листьев, апекса побега и боковых почек у *Festuca pratensis* при размещении растений 1.5×1.5 см.

Обозначения те же, что на рис. 2 (почки II^4—II^6 в рост не тронулись).

бегов (если при кратковременном усилении роста растений не происходило преобразования вегетативного апекса в репродуктивный).

Таким образом, у овсяницы луговой длительный рост листьев в сомкнутом травостое ингибирует боковые почки и замедляет деятельность апекса побега.

Этапы формирования боковых почек. Морфологический анализ формирующихся боковых почек показал, что предлист появляется в виде валика в самом начале интенсивного роста листа фитомера, который имеет в это время вид замкнутого колпачка высотой в несколько миллиметров. В период дальнейшего интенсивного роста пластинки «фитомерного» листа в боковой почке закладываются еще 2—3 листовых зачатка. «Созревание» боковой почки, т. е. возникновение способности к интенсивному росту, наступает при завершении апикального роста ее первого (под предлистом) листового зачатка, который к этому моменту также имеет вид замкнутого колпачка. Созревание боковой почки совпадает с окончанием роста пластинки листа над ней (у свободно размещенных растений). Одновременно устанавливаются васкулярные связи почки с этим листом (Fletcher, Dale, 1974).

Сопоставление ритмов заложения примордиев на апексе главного побега и в формирующихся боковых почках показывает, что листовые зачатки в последних возникают примерно в 1.5—2 раза быстрее; это можно расценить как отсутствие апикального доминирования в период формирования боковых почек. Более того в благоприятных условиях роста «апикальное доминирование» не проявляется и при созревании боковых почек; они прорастают, находясь в непосредственной близости от апекса побега.

Вслед за эмбриональным наступает период прорастания боковой почки. Именно в это время рост почки может быть подавлен различными воздействиями, как усиливающими, так и замедляющими рост всего растения. При прорастании почки в ней закладываются новые листовые зачатки, но медленнее, чем ранее; уже заложившиеся примордии продолжают расти, образуя «колпачки», прикрывающие конус нарастания почки с более молодыми листовыми зачатками. Первый «колпачок», а затем и другие еще в почке расчленяются на зачаточную пластинку и влагалище; при задержке прорастания почки «колпачки» постепенно утрачивают способность к интенсивному росту, образуя чешуевидные и переходные листья побега (Рытова, 1972а, 1975).

На основании сказанного мы ограничиваем период созревания любой боковой почки у овсяницы луговой и других рыхлокустовых злаков продолжительностью роста пластинки ее «фитомерного» листа (листа над почкой). Время от созревания до появления верхушки 1-го листа мы выделяем в особый период — период прорастания, подчеркивая тем самым его значение в жизни почки и в строении будущего побега. Даже небольшая задержка в прорастании почки приводит к изменению размеров и строения первых листьев побега, а также направления роста почки. Недоразвитые первые листья побега являются надежным признаком периода ингибирования, пережитого почкой.

Внешние факторы, ослабляющие кущение злаков (или, как принято считать, усиливающие «апикальное доминирование»), достаточно хорошо изучены. К ним относятся затенение оснований побегов в результате загущенного посева (Kirby, Faris, 1972; Рытова, 1972а, и др.) или искусственное затенение оснований растений (Mitchell, Coles, 1955; Fletcher, Dale, 1974); снижение интенсивности света, особенно при высокой температуре (Mitchell, 1953а, б; Friend et al., 1962; Лебедев, 1963, Корякина, 1964; Friend, 1965, и др.); длинный день (Leopold, 1949; Киршин, Баева, 1966, и др.); обработка растений гиббереллином (Brian, 1959; Киршин, Поскотина, 1963; Jewiss, 1972, и др.). Проведенный нами анализ экспериментальных данных, содержащихся в этих работах, показал, что все перечисленные факторы усиливают рост уже растущих листьев и тем самым вызывают коррелятивное торможение новых боковых побегов. И наоборот, такие факторы, как интенсивный свет, короткий

день, умеренные температуры воздуха, различные ретарданты, ограничивая рост листьев, стимулируют побегообразование. Можно думать, что физиологические процессы, влияющие на активность интеркалярных меристем растущих листьев, оказывают противоположное действие на активность интеркалярных меристем молодых листьев в почках.

Таким образом, у злаков в вегетативной фазе отсутствует доминирование апекса побега. Рост каждой боковой почки регулируется активностью интеркалярной меристемы листа, расположенного над ней.

ЛИТЕРАТУРА

Киршин И. К., Л. В. Баева. (1966). О значении ауксинов в коррелятивном угнетении побегообразования у злаков. Зап. Свердловск. отд. бот. общ., 4. — Киршин И. К., Н. А. Поскотина. (1963). Влияние гиббереллина на развитие многолетних злаковых трав. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М. — Корякина В. Ф. (1964). Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. — Лебедев П. В. (1963). Влияние азотного питания и интенсивности света на коррелятивные связи в росте побегов и корней луговых злаков. Физиол. раст., 10, 3. — Рытова Н. Г. (1967). Рост листьев, вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* L. в год посева. Бот. ж., 52, 8. — Рытова Н. Г. (1972а). Связь между продолжительностью прорастания почек и строением побегов у *Festuca pratensis* Huds. Бот. ж., 57, 11. — Рытова Н. Г. (1972б). Формирование луговых злаков в травостоях разной густоты (на примере овсяницы красной). Сельскохоз. биол., 7, 2. — Рытова Н. Г. (1975). Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза злаков). Бот. ж., 60, 9. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Anslow R. C. (1966). The rate of appearance of leaves on tiller of the *Gramineae*. Herbage Abstr., 36, 3. — Barnard C. (ed.) (1964). Grasses and Grasslands. — Brian P. W. (1959). Effects of gibberellins on plant growth and development. Biol. Rev. 34, 1. — Fletcher G. M., J. E. Dale. (1974). Growth of tiller in barley : Effects of shade treatment and mineral nutrition. Ann. Bot., 38, 154. — Friend D. J. C. (1965). Tillering and leaf production in wheat as affected by temperature and light intensity. Canad. J. Bot., 43, 9. — Friend D. J. C., V. A. Helson, J. E. Fisher. (1962). Leaf growth in Marquis wheat as regulated by temperature, light intensity and daylength. Canad. J. Bot., 40, 10. — Hich P. A., B. C. Sharman. (1968). Initiation of procambial strands in axillary buds of *Dactylis glomerata* L., *Secale cereale* L. and *Lolium perenne* L. Ann. Bot., 32, 127. — Jewiss O. B. (1972). Tillering in Grasses — its significance and control. J. Brit. Grassland Soc., 27, 2. — Kirby E. J. M., D. G. Faris. (1972). The effect of plant density on tiller growth and morphology in barley. J. Agric. Sci., Cambridge, 78, 2. — Laidlaw A. S., A. M. M. Berrie. (1974). The influence of expanding leaves and reproductive stem apex on apical dominance in *Lolium multiflorum*. Ann. Appl. Biol., 78, 1. — Langer R. H. M., P. C. Prasad, H. M. Laude. (1973). Effects of kinetin on tiller bud elongation in wheat (*Triticum aestivum* L.). Ann. Bot., 37, 151. — Leopold A. C. (1949). The control of tillering in Grasses by auxin. Amer. J. Bot., 36, 6. — Milthorpe F. L., J. D. Ivins. (eds.). (1966). The growth of cereals and grasses. — Mitchell K. J. (1953a). Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). I. Pattern of vegetative development. Physiol. Plantarum, 6, 1. — Mitchell K. J. (1953б). Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). II. The control of lateral bud development. Physiol. Plantarum, 6, 3. — Mitchell K. J., S. T. J. Coles. (1955). Effects of defoliation and shading on short-rotation ryegrass. New Zeland. J. Sci. Techn., 36A, 6. — Phillips I. D. J. (1975). Apical dominance. Ann. Rev. Plant Physiol., 26. — Sharman B. C. (1942). Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. (N. S.), 6, 22. — Sharman B. C. (1945). Leaf and bud initiation in the *Gramineae*. Bot. Gaz., 106, 3. — Suge H., N. Yamada. (1965). Effect of auxin and anti-auxin on the tillering of wheat. Proceed. Crop. Sci. Soc. Japan, 33, 4. — Williams R. D. (1970). Tillering in Grasses cut for conservation with special reference to perennial ryegrass. Herbage Abstr., 40, 4. — Williams R. F. (1964). The quantitative description of growth. In: Grasses and Grasslands. — Williams R. D., K. A. Metcalf. (1975). Physical constraint and tiller growth in wheat. Austr. J. Bot. 23, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 III 1976.

SUMMARY

The analysis of data on the related growth of leaves, shoot apex and lateral buds in *Festuca pratensis* Huds. in grass stands of different density has shown, that shoot formation during the vegetative phase is regulated not by the apex of the growing shoot, but by the activity of intercalary meristem of this shoot's leaves. Protracted growth of leaves inhibits the sprout of mature lateral buds, as well as the activity of shoot apex.

УДК 576.1 : 581.4 : 58

В. Н. Голубев

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЛОМОРФОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

V. N. GOLUBEV. SOME PROBLEMS OF PHILOMORPHOGENESIS IN ARBOREOUS AND HERBACEOUS LIFE FORMS OF ANGIOSPERMS

Обсуждаются механизмы генезиса жизненных форм цветковых растений. Рассматривается модельный редукционный ряд розеточных форм древесных, кустарниковых и травяновидных юкк. Для объяснения механизма их трансформации привлекается гипотеза базипетального смещения этажированных отрезков главной и замещающих скелетных осей. (Более сложные оси предковых биоморф разлагаются на менее сложные, по количеству годичных побегов соответствующие осям производных биоморф). Обосновывается понятие «подобных органов» как особой формы гомологии, имеющей существенное значение в эволюции некоторых специализированных биоморф, в частности столонообразующих трав. На примере моноподиальных полурозеточных фиалок показана возможность особого пути перехода от деревянистых растений к травам — на основе полной геофилизации осей возобновления с заменой базисимподиального их сочленения акросимподиальным.

Знание эволюции жизненных форм в настоящее время по сравнению с состоянием этой проблемы лет 10—15 тому назад неизмеримо расширилось и углубилось. В полную меру выявлено многообразие путей эволюции эпиморф в пределах типа покрытосеменных (Серебряков, Серебрякова, 1972; Серебрякова, 1972, 1973). Это обязывает исследователей более определенно мотивировать выделяемые ими эволюционно-морфологические и биологические типы структур растений. Весьма внушительно эта мысль прозвучала в докладе Ф. Алле «Концепция архитектурной модели сосудистых растений» на XII Международном ботаническом конгрессе (1975). Вместе с тем возникла необходимость в разработке представлений об эпиморфологических механизмах трансформации структур растений, хотя эти вопросы привлекали внимание исследователей и раньше. Не потеряла своего значения для доказательства вторичного происхождения травянистых форм из древесных теория Синнота и Бейли (Sinnott, Bailey, 1914) об уменьшении камбиальной активности, в результате чего происходили редукция вторичной древесины стеблей и увеличение объема паренхимы. Большой интерес представляет теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова (1939), получившая развитие на ботанических объектах в трудах А. Л. Тахтаджяна (1964, и др.). Применительно к проблеме эволюции жизненных форм положения этой теории успешно используются и развиваются теперь Т. И. Серебряковой (например, в докладе на XII МБК «Модусы эволюционного преобразования жизненных форм в разных таксонах»).

В серии публикаций (Голубев, 1973, 1974, 1975а, б) мы пытались сформулировать и доказать некоторые принципы и механизмы филоморфогенеза жизненных форм в редукционном и реставрационном рядах. Обосновывая принцип базипетального смещения этажированных отрезков главной и замещающих скелетных осей в процессе перехода от деревянистых к травянистым формам, мы попытались проверить вероятность этого представления на безрозеточных растениях. При этом выявилось то обстоятельство,

что существует несколько типов филоморфогенеза от деревьев к травам (и от трав к деревянистым) и были показаны некоторые из них. В данной статье эти положения дополняются.

Чрезвычайно важное значение для раскрытия механизмов эволюционной трансформации имеет установление гомологии структурных элементов тела растений, которая нуждается в уточнениях и дифференциации соответственно соподчинению анализируемых органов. Любые типы структуры побеговой системы, развившиеся из почечки зародыша семени у цветковых растений, являются гомологичными в классическом смысле данного понятия. Опираясь на это достаточно очевидное положение, мы сформулировали понятие поликарпической системы побегов покрытосеменных. На этом основании мы установили гомологию ее у разных жизненных форм в редукционном ряду от деревьев к травам для побеговой системы в целом и на уровне основной (главной) скелетной оси и осей возобновления деревянистых растений и трав (Голубев, 1973, 1974, 1975а).

Интересы дальнейшей детализации в филоморфогенетическом анализе выдвигают новые требования к выявлению соответствия структурных элементов. Рассмотрим, к примеру, годичный побег с терминальной и латеральными, в том числе базальными, почками. Имеет существенное значение вопрос о равноценности побегов, развившихся из терминальной и боковой почек. Принимая во внимание гомологичность всех побеговых систем, сформировавшихся из почечки зародыша семени, вопрос о неидентичности терминального и бокового годичных побегов, возникших на исходном материнском, очевидно, теряет смысл, и следует ввести новый термин для отражения характера соответствия этих категорий. Вероятно, приемлемым было бы название «подобные органы», которые можно рассматривать как особую форму гомологии с пространственно (топологически) смещенными морфогенетическими связями структур.

Принцип базипетального смещения этажированных отрезков главной и замещающих скелетных осей применим не только к безрозеточным, но и к розеточным растениям. Изоморфные филоморфозы розеточных эпиморф в смысле Корнера (Corner, 1949) прослеживаются на отдельных видах рода *Yucca*. В Никитском ботаническом саду по типу одноствольного ветвистого дерева с розетками листьев на концах ветвей развивается *Y. aloefolia* L., а в кустарниковидной форме с несколькими осями возобновления, последовательно замещающими друг друга, — *Y. recurvifolia* Salisb. Побеговая структура, близкая к травам, с подземными горизонтальными или наклонными корневищами и вертикальными, частью подземными, частью выходящими в воздушную среду (особенно в более позднем возрасте), образуется у *Y. filamentosa* L. Обобщенно этот ряд развития можно представить схемой (рис. 1), из которой видно, что в основе филоморфоза биоморф юкки лежит все тот же принцип базипетального смещения этажированных отрезков скелетных побеговых осей. При этом ствол дерева с разветвлениями преобразуется в куст осей возобновления с сокращенным циклом развития в сравнении со стволом. При формировании травяновидной структуры из кустарниковой наряду с некоторым сокращением цикла развития ортотропных скелетных осей происходит погружение большей части побеговой системы в почву, т. е. геофилизация. Разложение скелетных осей предковой биоморфы выражается в появлении плагиотропных боковых побегов, способных более одного года расти в почве. Затем их верхушки приближаются к поверхности и дают новые побеги.

Образование кустарниковой формы из одноствольно-розеточно-древесной путем базипетального смещения этажированных отрезков хорошо выявляется на примере пальм в ряду *Trachycarpus fortunei* H. Wendl. — *Chamaerops humilis* L.

Разумеется, выше приводятся не истинные генеалогические ряды форм, а модельные, иллюстрирующие возможность предполагаемой трансформации.

Обратимся к сравнительному анализу морфогенеза некоторых биоморфологических типов трав и древесных растений в раннем возрасте,

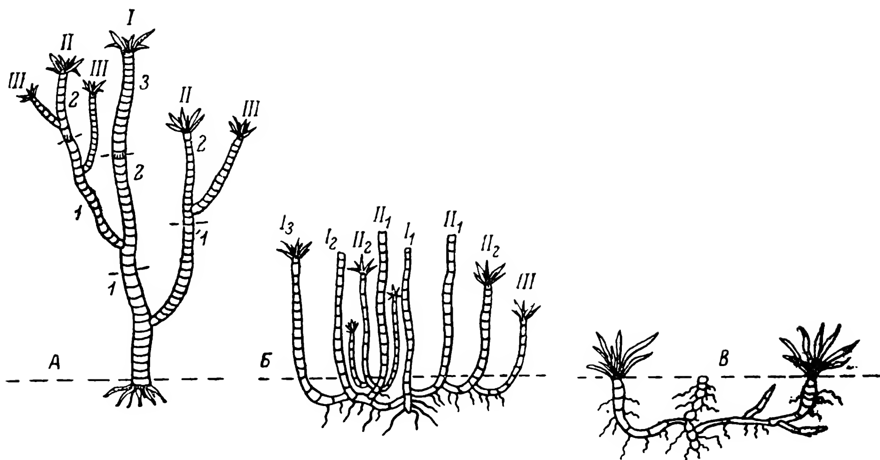


Рис. 1. Редукционный ряд розеточных биоморф, в основе которого выявляется принцип базипетального смещения этажированных отрезков скелетных побеговых осей.

А — розеточное дерево типа *Yucca aloefolia* L.; *штрихи* по сторонам главной и боковых осей — границы этажированных по осям возобновления кустарника (*Б*) отрезков, *римские цифры* — порядок ветвления стеблевых осей, *арабские цифры* — порядковый номер этажированных отрезков данной оси; возраст индивида — 48 лет. *Б* — розеточный кустарник типа *Yucca recurvifolia* Salisb., обозначения осей возобновления соответствуют этажированным отрезкам и осям розеточного дерева (*А*), *порядковый номер* этажированного отрезка поставлен в качестве индекса при римской цифре, обозначающей порядок соподчинения осей древесного растения; максимальный возраст осей возобновления принят в 16 лет. *В* — розеточное травяновидное растение типа *Yucca filamentosa* L., начальная фаза морфогенеза; возраст осей до 8 лет, их положение гипогеотопное. *Поперечные кольца* на стеблях (*А*, *Б*, *В*) — границы годичных побегов.

позволяющему вскрывать гомологичные элементы побеговой структуры и лучше понять процесс филоморфоза.

Крупной новацией в морфогенезе многих трав является преобразование почек возобновления древесных растений в побеги возобновления, в которых обособляется геотопный (подземный — гипогеотопный или наземный — эпигеотопный) годичный побег, становящийся многолетним, с верхушечной точкой роста, дающей начало аэротопному однолетнему побегу. Так утверждается геофилия травянистых поликарпиков в областях умеренно-холодного климата. Из геотопных годичных побегов формируются скелетные оси трав (Голубев, 1975а, и др.).

Сопоставим этапы морфогенеза в первые годы жизни развивающегося из семени безрозеточного подземностолонного летнезеленого растения с моноциклическими надземными побегами (вербейник *Lysimachia vulgaris* L.) с формированием структуры побеговой системы ювенильных особей безрозеточного древесного растения с опадающей на зиму листвой (дуб пушистый *Quercus pubescens* Willd.) (рис. 2). В первый год жизни у вербейника формируется безрозеточный аэротопный побег, а в пазухах надземных семядолей — столоновидные побеги, которые вследствие положительного геотропизма углубляются в почву и образуют на верхушке почки, изогнутые кверху (Голубев, 1957). Система главного побега вместе со всей первичной корневой системой, а также более старая часть столонов к зиме отмирают. На следующий год из терминальной почки столона образуется новый аэротопный побег, а на подземной прошлогодней части почкопобега в пазухах чешуйчатых листьев — новые столоны с верхушечными почками.

У дуба пушистого в первый год жизни развивается главный годичный побег с крупной терминальной почкой и менее сформированными боковыми в пазухах листьев и чешуй, обычно не отмирающих к зиме. Летнезеленость закрепляется несколько позднее — на 2—7-м годах жизни. Во второй год из терминальной почки вырастает новый годичный побег главной оси.

Терминальную почку дуба и боковой столон с верхушечной почкой мы рассматриваем в качестве подобных органов, выполняющих одну и ту же функцию перезимовывания и возобновления. Как отмечено выше, их можно квалифицировать как гомологичные, с топологически смещенными морфогенетическими связями. Также гомологичными (т. е. подоб-

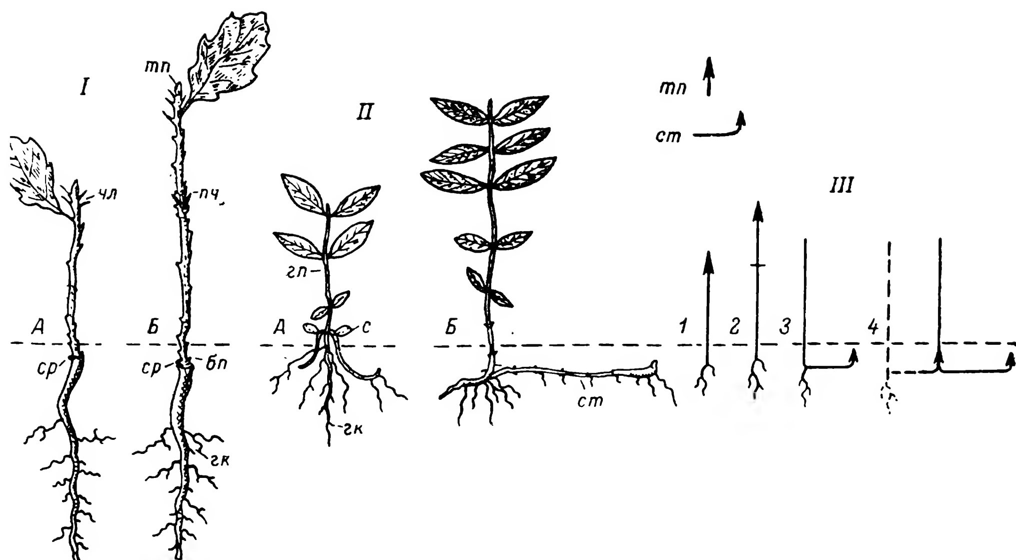


Рис. 2. Морфогенез древесного и травянистого растения с безрозеточными побегами в первые два года жизни.

I — дуб *Quercus pubescens* Willd.: *А* — однолетний всход, *Б* — растение 2-го года жизни, *чл* — черешок листа, *ср* — семядольный рубец, *гк* — главный корень, *пч* — почечная чешуя, *бп* — базальная почка, *тп* — терминальная почка; *II* — вербейник *Lysimachia vulgaris* L.: *А* — однолетний всход, *Б* — растение 2-го года жизни; *гп* — главный побег, *с* — семядоля, *ст* — столон; *III* — схема морфогенеза древесного (*1*, *2*) и травянистого столонообразующего (*3*, *4*) растения в 1-й и 2-й годы жизни; *тп* — терминальная почка, *ст* — побег возобновления (столон), подобный *А*; *штриховыми линиями* обозначены отмершие органы.

ными) у обоих видов являются аэротопные годичные побеги первого года жизни, второй годичный прирост главной оси дуба и аэротопный годичный побег вербейника, развивающийся из верхушечной почки столона первого поколения, и т. д. Таким образом, в отличие от древесного растения с терминальной (акротонной) закладкой зимующей почки возобновления на первом приросте главного побега у столонообразующей травы происходят базитонная закладка почек на главном побеге и их развитие в первый же вегетационный период одновременно с первичным (главным) побегом, образование столонов и углубление их в почву. Эта особенность морфогенеза свойственна всем безрозеточным травянистым поликарпикам. В последующие годы геотопный побег (у вербейника — столон с верхушечной почкой) закладывается в апикальной части геотопного годичного побега прошлого года, что соответствует базальной зоне каждого годичного побега стеблевых осей деревянистого растения.

Описанные факты онтогенетического преобразования побеговой структуры у трав вполне укладываются в рамки предложенной нами гипотезы базипетального смещения этажированных отрезков главной и замещающих скелетных осей, вскрывающей механизм филоморфогенеза в редукционном ряду жизненных форм. В данном случае имеет место базипетальное смещение зоны меристематической активности, выражающееся в уподоблении базальной почки (и образующегося затем столона с верхушечной почкой) терминальной почке дерева. Гомологами же годичных побегов главной оси дерева являются аэротопные однолетние побеги, развивающиеся из верхушечных почек столонов.

Таким образом, у столонообразующей травы типа вербейника вся подземная побеговая система лишь опосредованно гомологична некоторым структурным элементам древесного растения, а именно терминальным (и боковым в верхушечной зоне — у симподиальных форм) почкам. Перед нами особый тип морфогенеза травы, требующий своей филогенетической мотивировки, представленной выше. Это весьма специализированная форма травянистого растения. У менее специализированных безрозеточных трав их скелетные побеговые оси формируются на основе разложения надзем-

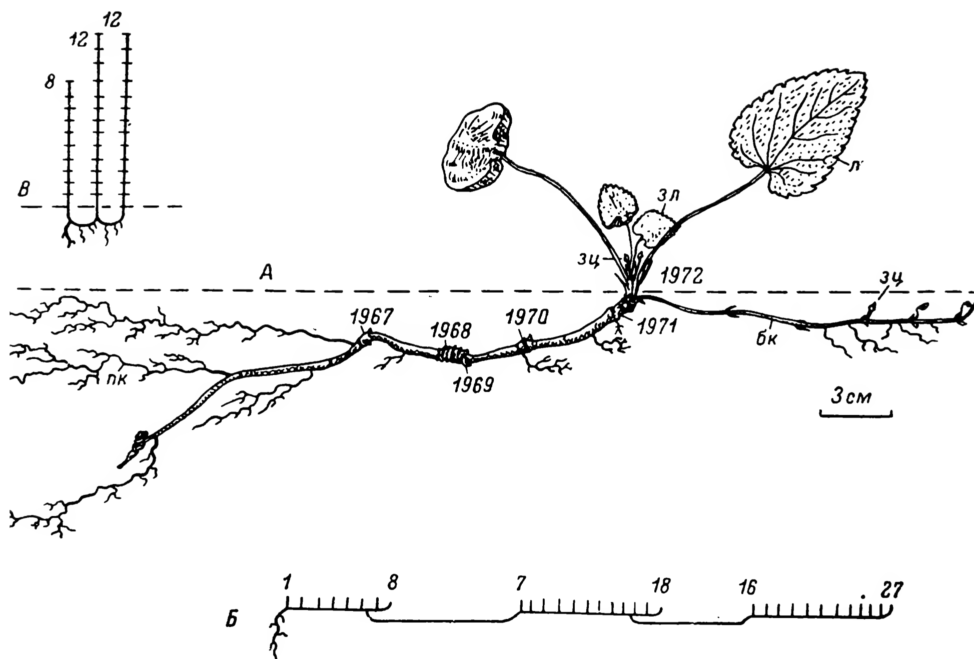


Рис. 3. Структура побеговой системы *Viola alba* Bess.

А — генеративная особь в условиях ясеневой дубравы в предгорном Крыму (8 XI 1972): *л* — летний лист, *зл* — зачаточный осенний лист, *зц* — зачаточный цветок, *бк* — боковое удлиненное корневище, *пк* — придаточный корень; *Б* — схема морфогенеза фиалки белой в первые 27 лет жизни: *арабские цифры* — абсолютный возраст скелетных побеговых осей; *В* — структура гипотетического кустарника, гомологичная структуре побеговой системы фиалки (*Б*); *штрихи на осях* — границы годичных побегов, *арабские цифры* — возраст осей возобновления в годах.

ных осей предковых биоморф на элементарные годичные побеги, приобретающие частичную или полную геофилию (Голубев, 1974).

Если допустить наличие травянистой консистенции у первого и последующих годичных побегов осевой системы деревянистого растения, хотя бы на ранней фазе их формирования, и наследственное закрепление их отмирания под влиянием неблагоприятных климатических и иных факторов, как это следует из концепции Синнотта, Бейли (Sinnott, Bailey, 1914) и Тахтаджяна (1964), то процесс преобразования безрозеточного древесного растения в травянистое безрозеточное приобретает весьма большую вероятность и конкретность. Возможность ежегодного отмирания годичного прироста надземных побегов у древесных растений тропического происхождения в условиях умеренно холодного климата подтверждается фактическими данными (Козо-Полянский, 1945, и др.).

Существенно новые гомологичные структуры в ряду предков-потомков выявляются у таких моноподиальных полурозеточных трав, как *Viola alba* Bess. (рис. 3, *А*). Периодически, лет через 8—12, из пазух розеточных листьев фиалки белой вырастают подземные длинные плагиотропные побеги, верхушки которых загибаются кверху и образуют в следующем году пазушные цветки и терминальную розетку. В дальнейшем ось розеточного побега либо остается укороченной, с верхушечной розеткой листьев и пазушными безлистными генеративными побегами, либо несколько удлиняется, растет плагиотропно на самой поверхности почвы и вновь образует розетку. Как уже сказано, длительность моноподиального роста оси варьирует в пределах 8—12 лет, а затем терминальная точка роста отмирает, как и вся стеблевая ось. Их сменяет новая пазушная удлиненная ось, формирующаяся на одном из верхушечных годичных побегов материнской оси. Цикл развития и морфогенеза иллюстрируется схемой (рис. 3, *Б*). Гомологом данной структуры побеговой системы среди древесных растений, по нашим представлениям, является кустарничек с моноподиальными осями возобновления, жизненный цикл которых длится

8—12 лет (рис. 3, *B*). В сем. *Violaceae* действительно имеются кустарнички, подобные *Hymenanthera crassifolia* Hook., с очень сходной структурой побеговой системы, которую мы теоретически определили в качестве предкового типа. Превращение кустарничка в траву здесь выражалось в полной геофилизации всей побеговой системы посредством геотопного плагиотропного роста побегов, выработавших травянистую консистенцию. При этом базальное сочленение осей возобновления у кустарничка преобразовалось в акротонное, что объясняется геофилизацией побеговой системы, развитием новых придаточных корней и более значительным перемещением скелетных побеговых осей.

В заключение отметим необходимость выявления всего многообразия типов структуры, общих для деревянистых и травянистых форм. Результаты такого анализа являются основой для оценки механизмов трансформации деревьев в травы и в обратном направлении. Многое в этом отношении уже сделано. Сейчас, как никогда ранее, открываются широкие возможности для фундаментальных морфогенетических обобщений. В складывающейся ситуации особую роль призваны сыграть новые гипотезы, питающиеся всеми проблемами филоморфогенеза жизненных форм. Соединенные со скрупулезным изучением биоморф внутри различных таксонов, они могут приобрести силу достоверных теорий, в которых ощущается сейчас большой дефицит.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. (1957). О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесо-луговой зоны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 62, 6. — Голубев В. Н. (1973). Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 5. — Голубев В. Н. (1974). Сравнительный морфогенетический анализ поликарпической системы побегов деревянистых и травянистых форм безрозеточных растений покрытосеменных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 4. — Голубев В. Н. (1975а). Некоторые особенности филоморфогенеза основных биоморф антофитов. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 4. — Голубев В. Н. (1975б). До визначення гомологічних елементів пагонової системи травянистих та деревних форм антофітів та імовірних шляхів їх перетворення в редукційному ряду. Укр. бот. ж., 32, 2. — Козо-Полянский Б. М. (1945). Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение. Тр. Воронежск. гос. унив., 13, научн. сообщ. и автореф., 1. — Северцов А. Н. (1939). Морфологические закономерности эволюции. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1972). Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений. Бот. ж., 57, 5. — Серебрякова Т. И. (1972). Учение о жизненных формах растений на современном этапе. В кн.: Итоги науки и техники, ботаника, 1. — Серебрякова Т. И. (1973). К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 3. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Corner E. J. (1949). The Durian theory of the origin the modern tree. Ann. Bot., 52. — Sinnott E. W., I. W. Bailey. (1914). Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules. Amer. J. Bot., 1.

Государственный
Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

Получено 7 I 1974.

SUMMARY

The mechanisms which determine the genesis of flower plants' life forms and the model of reduced row of rosette forms among tree-shrubby and grassy yuccas are discussed. To explain their transformation mechanisms the hypothesis of basipetal displacement in main and substitute skeleton axes' pieces is used. The more complex axes, found in ancient biomorphs, transformed into the simpler ones in shrubs and grasses. The concept of «similar organs» as a special form of homology is grounded. Such homology is essentially important in evolutional development of some specialized biomorphs, in particular of stolon-forming grasses. The monopodial subrosette violets demonstrate the possibility of special transformation of some plants from trees into grasses, based on full geophilization of renewal axes; the replacement of their basisympodial articulation by acrosympodial takes place.

УДК 581.47 : 547.95 : 58

Р. Е. Левина, А. Н. Марасов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕТЕРОКАРПИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

R. E. LEVINA, A. N. MARASOV. REGULARITIES OF APPEARANCE OF HETEROCARPY IN ONTOGENESIS

Анализируются факторы, определяющие топографию и числовое соотношение разнотипных плодов на особи у гетерокарпных видов. На большом цифровом материале показано, что для соцветий с неограниченным ростом и осями ветвления разных порядков (тип крестоцветных) регулирующим фактором является физиологическое состояние всей особи; она оказывается целостной морфогенетической единицей. В случае соцветий типа сложноцветных (ограниченный рост, одновременное заложение и плотное размещение цветков) регулирующим фактором являются ограничения соотносительного роста, а морфогенетической единицей выступает отдельное соцветие.

Понятие гетерокарпии иногда трактуется широко — как неоднородность плодов в пределах особи, вида или даже надвидовых таксонов (Левина, 1967). Но чаще этот термин употребляется в узком, можно сказать, классическом понимании для обозначения морфологической разнотипности плодов одной особи. Целесообразно закрепить именно такое понимание гетерокарпии.

Известно, что гетерокарпия может проявляться в разных формах, так как неоднородными могут оказаться или целые плоды (гетерохолокарпия), или их части (членики, мерикарпии, семена; подробнее см. Войтенко, 1969). Поэтому под гетерокарпией мы понимаем генетически обусловленное свойство вида покрытосеменных растений формировать на одной особи разнотипные генеративные диаспоры (Левина, Войтенко, 1975).

Генетическая обусловленность гетерокарпии не снимает вопроса об онтогенетических факторах ее проявления; иначе говоря, о факторах реализации программы, заданной генотипом.

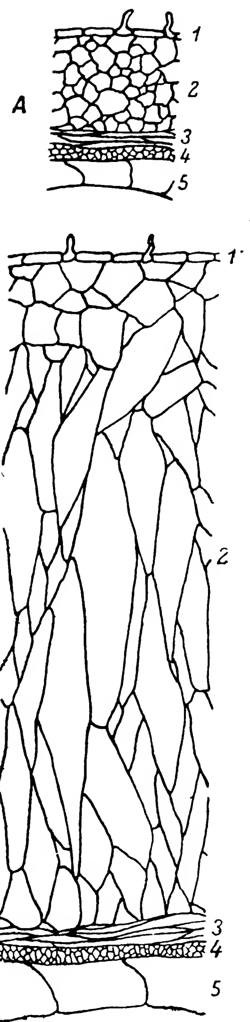
Для каждого гетерокарпного вида постоянны лишь морфологические признаки разнотипных диаспор, морфология и физиология их семян. Но для биологической оценки гетерокарпии не менее существенны и другие ее стороны: пространственно-временная последовательность формирования на особи разнотипных плодов и их количественные соотношения. В какой степени устойчивы эти показатели и как они связаны с онтоморфогенезом особи? В наших исследованиях мы и пытались найти ответы на эти далеко еще не изученные вопросы.

Уже в очень ранних работах, посвященных гетерокарпии, как и в более поздних, отмечается приуроченность разнотипных плодов к определенным ярусам генеративного побега, к различным зонам сложного соцветия и т. п. Такая локализация гетероморфных плодов на растении общеизвестна, но о причинах ее имеются лишь самые общие высказывания. Чаще всего, вслед за Дарвином, подчеркиваются различные условия питания и водоснабжения побегов разного порядка, их разновозрастность; в отдельных случаях гетероморфность плодов связывают с различиями цветков в пределах соцветия и т. п.[1]

[1] Здесь не делается ссылок на литературу, так как она неоднократно цитировалась (Левина, 1957, 1967; Войтенко, 1968, 1974).

Рис. 1. Поперечный срез околоплодника окрыленного (*А*) и бескрылого (*Б*) плодов *Isatis boissieriana* Reichb.

1 — эпидерма; 2 — мезокарпий; 3—5 — слои эндокарпия.



Таким образом, гетерокарпию рассматривают обычно с позиций неоднородности и известной автономности метамерных органов растения. В противоположность этому мы подошли к анализу гетерокарпии с точки зрения онтогенеза растительной особи как целого.

Объектами исследования служили три вида: вайда Буассье *Isatis boissieriana* Reichb., этионема мясокрасная *Aethionema carneum* (Soland.) Fedtsch. и ноготки *Calendula officinalis* L. Выбор этих видов подсказывался следующими соображениями. Во-первых, всем им свойственна гетерохолокарпия — условие, обязательное с точки зрения задачи исследования; во-вторых, характер соцветий у крестоцветных (вайда и этионема) и сложноцветных (ноготки) принципиально различен: у первых — неспециализированное соцветие с осями разных порядков, неограниченным ростом и изолированными друг от друга цветками и плодами, у сложноцветных — весьма специализированное соцветие с ограниченным ростом и плотным размещением цветков и плодов. Кроме того, исследованные нами виды крестоцветных существенно различаются тем, что у вайды в пределах одного цветоноса (т. е. побега того или иного порядка) смена типа плодов только однократная, а у этионемы — многократная.

Все виды изучались в культуре на делянках (в нескольких повторностях) в Ульяновской области с 1970 по 1973 г. Кроме того, вайду и этионему мы наблюдали в 1971 г. в природных популяциях в Средней Азии.

На делянках модельные особи выбирались методом случайных чисел или механической выборки в фазе всходов. После зацветания наблюдения над моделями проводились ежедневно; для них составлялись схемограммы, в которых точно фиксировались цветоносы всех порядков со всеми плодами, а у ряда моделей — даты перехода от одного типа плода к другому. На схемограммах ноготков фиксировалось положение корзинок и для каждой из них указывалось количество плодов трех основных и двух переходных типов.

Результаты наблюдений целесообразно рассмотреть по видам.

***Isatis boissieriana* Reichb.** Это растение образует 2 типа односеменных плодов: уплощенные легкие, с широкой крыловидной каймой и яйцевидные массивные, морщинистые, с очень узкой прижатой крыловидной закраиной. Мы не приводим детальной морфологической характеристики плодов всех изученных нами видов, так как их подробные описания и рисунки опубликованы (Войтенко, 1968; Левина, Войтенко, 1975). Здесь лишь впервые дается рисунок, на котором представлено анатомическое строение окрыленного и бескрылого плодов вайды (рис. 1). Он показывает, что массивность последнего обусловлена толщиной околоплодника, который к моменту созревания становится деревянистым, очень грубым. Отметим также, что, по нашим данным, средний вес бескрылого плода составляет 45.9, а окрыленного — 19.2 мг.

Из работ разных авторов известно, что у вайды бескрылые плоды занимают нижний ярус главного цветоноса и основание боковых соцветий. Наши наблюдения подтвердили это положение, но вместе с тем показали, что с возрастанием порядка ветвления цветоноса резко снижается количество бескрылых плодов относительно общего их числа на данном побеге (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Относительное количество бескрылых плодов *Isatis boissieriana* на цветоносах разного порядка ветвления

Происхождение материала	Число модельных особей	Процент бескрылых плодов от их общего числа					
		в среднем на особи	на побегах разного порядка				
			I	II	III	IV	V
Природная популяция	67	37.7	52.7	34.0	11.1	6.3	—
Делянка							
контроль	30	34.2	67.2	26.6	6.0	4.4	0.0
полив	30	31.8	69.0	44.5	20.6	5.1	0.0

Поскольку бескрылые плоды образуются на цветоносах разного возраста, естественно было предположить, что на протяжении всего онтогенеза идет формирование обоих морфотипов плодов. Но результат специально поставленных наблюдений оказался неожиданным: выяснилось, что смена бескрылых плодов окрыленными происходит строго синхронно на всей особи, т. е. на побегах всех порядков ветвления (рис. 2). Эта закономерность была прослежена на всех модельных растениях в течение трех вегетационных сезонов.

Таким образом, можно утверждать, что формирование того или иного типа плодов в данном случае регулируется физиологическим состоянием всей особи на определенном этапе онтогенеза. Мы выделяем у вайды два периода плодообразования, называя их условно (для краткости) «бескрылым» и «окрыленным» (Марасов, 1974).

Топографическая закономерность распределения на растении бескрылых плодов, отраженная в цифрах табл. 1, становится вполне понятной. Цветоносы III и IV порядков закладываются уже в конце «бескрылого» периода, а V порядка — после его завершения. В условиях полива ветвление идет более интенсивно, цветоносы II и III порядков появляются раньше, чем в контроле, поэтому они богаче бескрылыми плодами.

В 1971 г. в питомнике на делянках наблюдалась одновременная смена типа плодов у десяти модельных особей (табл. 2). В последующие годы картина несколько отличалась: «окрыленный» период наступал одновременно у 3—4 особей, а у других раньше или позже на 1—3 дня.

ТАБЛИЦА 2

Период образования и количество окрыленных (числитель) и бескрылых (знаменатель) плодов у модельных особей *Isatis boissieriana* (1971 г.)

Календарные сроки плодообразования	Номера модельных особей									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10 VI—5 VII	0/259	0/25	0/104	0/23	0/28	0/146	0/24	0/67	0/74	0/34
6 VII—2 VIII	504/0	58/0	277/0	104/0	96/0	314/0	80/0	215/0	147/0	117/0

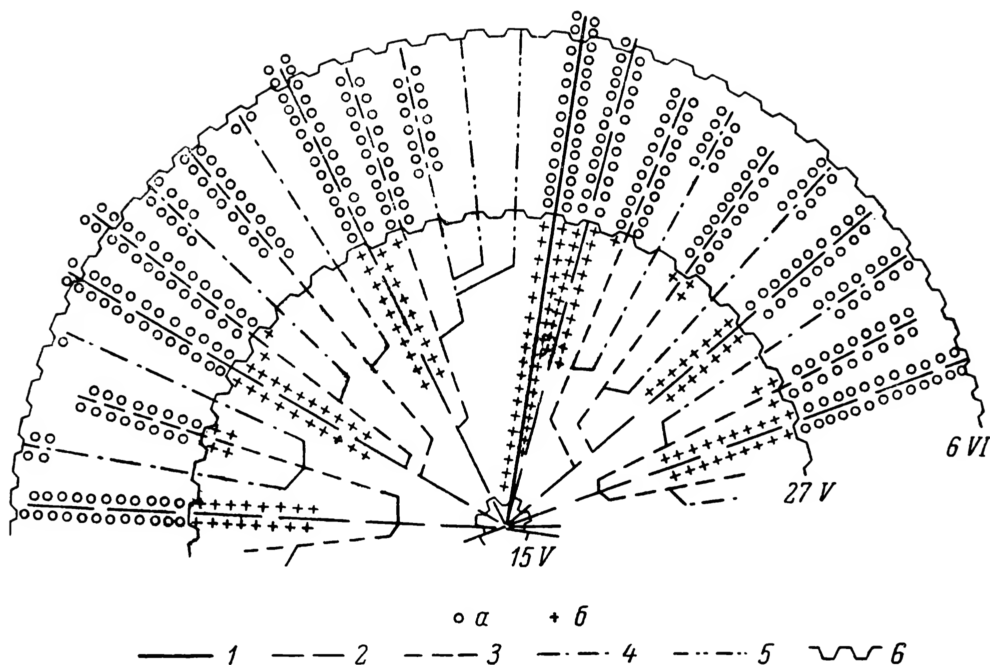


Рис. 2. Часть модельной особи *Isatis boissieriana* Reichb. (1972 г.).

а — окрыленные плоды, *б* — бескрылые плоды; *1—5* — побеги соответствующих порядков; *6* — календарная и топографическая граница перехода от одного типа плода к другому.

Что же играет решающую роль в формировании определенного типа плодов — их положение в соцветии или физиологическое состояние особи в период плодоношения? Чтобы ответить на этот вопрос, был поставлен специальный опыт с удалением цветоносов и отдельных цветков.

Вариант I (1970 г.). У модельных особей в начале цветения (3—5 раскрытых цветков в соцветии) удалялись полностью цветоносы I и II порядков; цветки и плоды развивались на побегах более высоких порядков.

Вариант II (1972 г.). С 15 V по 4 VI с модельных растений обрывались все цветки (в фазе рыхлого бутона). У контрольных растений к этому сроку (4 VI) закончилось формирование бескрылых плодов.

Таким образом, в первом варианте формирование бескрылых плодов было смещено в пространстве, во втором — и в пространстве, и во времени. Результаты опытов представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Формирование бескрылых плодов у *Isatis boissieriana* при удалении цветоносов и цветков

Варианты	В среднем на особи			
	всего цветоносов	цветоносов с бескрылыми плодами	всего плодов	количество бескрылых плодов, %
I	57.4	22.2	538	29.4
Контроль	33.0	12.6	365	29.6
II	57.0	35.0	533	26.5
Контроль	47.1	17.8	541	26.0

Цифры табл. 3 убедительно свидетельствуют о том, что решающим фактором, определяющим тип плодов, является физиологическое состояние особи. «Окрыленный» период плодоношения наступает тогда, когда растение истощается в результате формирования массивных бескрылых плодов. Удаление первых цветоносов и цветков, увеличивая потенциаль-

ные возможности развития, вызывает усиленное ветвление соцветия и смещение бескрылых плодов на цветоносы высоких порядков. Очень важно отметить, что во втором варианте опыта резко сокращалась длительность «бескрылого» периода — до 2—3 дней против 10—15 (в среднем) в контроле. Это тоже подтверждает наш вывод; интенсивное образование бескрылых плодов, охватывающее вдвое больше цветоносов, очень быстро истощает растение.

Как уже отмечалось, гетерокарпия в онтогенезе проявляется также в количественном соотношении разнотипных плодов на особи. Хотя этот вопрос специально не изучался, некоторые авторы утверждают, что количество тех или иных плодов непосредственно зависит от условий произрастания (увлажнения, длины дня, засоленности почвы и т. п.: Малышева, 1953; Холоденко, 1952; Тараканов, 1952).

Количественное соотношение бескрылых и окрыленных плодов на особи вайды изучалось нами на большом материале с учетом условий произрастания. Здесь нет возможности приводить цифровой материал, но основной вывод таков: внешние факторы изменяют соотношение диморфных плодов в той мере, в какой они изменяют ход онтогенеза, например, удлиняют или сокращают «бескрылый» период плодоношения. Но если растение уже вступило в «окрыленный» период, никакие дожди или полив не могут вызвать вновь образования бескрылых плодов. Здесь подтверждается справедливость того положения, что внешние условия влияют лишь через изменение внутренних факторов развития (Левин, 1973).

ТАБЛИЦА 4

Относительное количество бескрылых плодов *Isatis boissieriana* при различной плодовитости особей

Классы плодовитости (абсолютное число плодов)	Количество бескрылых плодов, %
1—100	0—74.5
101—300	9.9—71.3
301—600	11.9—60.0
601—900	10.0—40.6
901—1200	15.5—41.1
1201—1812	16.9—33.6

Количественное соотношение разнотипных плодов крайне изменчиво, как и плодовитость особей. Но нами установлена любопытная связь между этими двумя показателями: чем выше плодовитость особей, тем меньше размах колебаний в процентном соотношении плодов (табл. 4).

Напрашивается определенная биологическая интерпретация цифр таблицы. Низкая плодовитость особи может быть следствием угнетенности ее на протяжении всего онтогенеза; при этом «бескрылый» период плодоношения иногда выпадает полностью, что наблюдалось нами и в природной популяции, и в специальном эксперименте. Если же условия произрастания резко ухудшаются лишь к концу «бескрылого» периода, плодовитость особи снижается за счет окрыленных плодов из-за слабого ветвления цветоноса. Вот почему при низкой плодовитости так сильно варьирует процент бескрылых плодов.

Высокая плодовитость связана с длительным периодом плодоношения и формированием цветоносов высоких порядков ветвления, лишенных или почти лишенных бескрылых плодов; поэтому их относительное количество с ростом плодовитости снижается, но никогда не доходит до нуля, а сохраняется в пределах 17—35%.

Aethionema carneum **(Soland.) Fedtsch.** Этот вид также образует 2 типа стручочков: более крупные, вскрывающиеся многосеменные и относительно мелкие, невскрывающиеся односеменные.

Программа и методика изучения этионемы были такими же, как для вайды, и результаты оказались принципиально одинаковыми. Поэтому на характеристике этионемы мы остановимся короче.

Как уже отмечалось ранее, распределение диморфных плодов в соцветии (точнее — в соплодии) этионемы своеобразно: на протяжении одного цветоноса многосеменные и односеменные плоды сменяют друг друга несколько раз; в условиях культуры — до 7, чаще — 3—5.

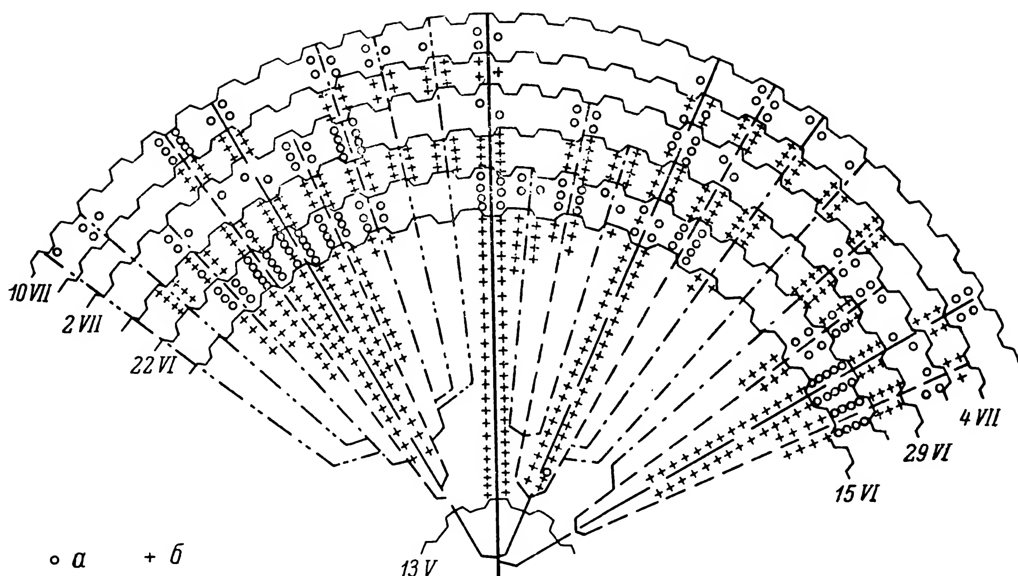


Рис. 3. Часть модельной особи *Aethionema carneum* (Soland.) Fedtsch. (1973 г.).
а — односеменные плоды, *б* — многосеменные плоды; значение линий то же, что на рис. 2.

На первый взгляд кажется, что никакой закономерности в размещении плодов на особи не существует, но анализ цифр убеждает в том, что многосеменные плоды приурочены главным образом к цветоносам низких порядков (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Относительное количество многосеменных плодов *Aethionema carneum* на цветоносах разного порядка ветвления

Происхождение материала	Число модельных особей	Процент многосеменных плодов от их общего числа					
		в среднем по особи	на побегах разного порядка				
			I	II	III	IV	V
Природная популяция	73	53.6	63.9	15.7	1.2	—	—
Делянки	32	68.6	91.1	80.3	57.2	31.8	14.0

Даже при многократной смене типов плодов на одном цветоносе оказалось, что такие смены происходят синхронно на всех цветоносах одной особи (рис. 3).

Анализ рисунка показывает, что в зоне многосеменных плодов встречаются единичные односеменные, и наоборот. Тем не менее вполне отчетливо выражены «многосеменные» и «односеменные» периоды плодообразования. Можно говорить и о циклах плодоношения, охватывающих один многосеменной и один односеменной периоды.

Из рисунка также ясно видно, что самым продолжительным и продуктивным является первый многосеменной период, а все последующие короче и беднее плодами. Некоторые показатели, характеризующие последовательные циклы плодоношения, представлены в табл. 6. Цифры таблицы убедительно свидетельствуют о том, что от цикла к циклу затухает метаболическая активность всей особи, идет процесс старения организма.

Опыт с удалением цветоносов I и II порядков дал такой же результат, как у вайды: плодовитость особей даже повысилась, а количество много-

ТАБЛИЦА 6

Некоторые показатели циклов плодоношения *Aethionema carneum*

Показатели	Циклы плодоношения							
	модельная особь 1				модельная особь 2			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Продолжительность цикла в днях	30	9	5	2	48	18	7	—
Количество цветоносов	18	8	3	1	44	39	19	—
Суммарная длина всех цветоносов, см	34.3	4.1	0.8	0.3	115	27.2	7.2	—
Образовалось плодов за цикл	303	37	7	3	909	219	56	—
Образовалось плодов за 1 день	10.1	4.1	1.4	1.5	18.9	12.2	8.0	—

семенных плодов не изменилось; они «переместились» на цветоносы более высоких порядков. Так, среднее число плодов у модельных особей — 978 и средний процент многосеменных — 69.2; в контроле соответственно — 800 и 68.6.

Наконец, у этионемы, как и у вайды, с повышением плодовитости особей сильно снижается размах колебаний процентного соотношения диморфных плодов.

Остается добавить, что у обоих изученных видов крестоцветных семена из разнотипных плодов существенно различаются по глубине покоя и физиологии прорастания (Войтенко, 1969).

Таким образом, в отношении вайды и этионемы можно утверждать, что пространственно-временная последовательность формирования того или иного типа плодов и их количественное соотношение регулируются физиологическим состоянием всей особи на определенном этапе онтогенеза. Внешние факторы хотя и сказываются на количественном соотношении разнотипных плодов, но лишь в той мере, в какой они могут изменить ход онтогенеза.

Calendula officinalis **L.** Как и другие виды этого рода, ноготки издавна известны полиморфностью семянок в пределах корзинки. Неоднородны и цветки в соцветии: периферические цветки, составляющие несколько рядов, — пестичные, фертильные, язычковые; центральные цветки корзинки трубчатые и обоеполые, но функционально мужские, не приносящие плодов.

Все цветки в корзинке закладываются более или менее одновременно. Они сидят очень плотно, образуя несколько парастих. Форма семянок намечается уже в бутонах и полностью дифференцируется по отцветании (Pomplitz, 1956).

У ноготков различают три основных морфотипа плодов, связанных переходами. Они получили названия, довольно хорошо определяющие их форму: когтевидные, ладьевидные и кольцевидные. Первые — самые длинные, серповидно изогнутые, заостренные, шиповатые на спинной стороне. Вторые — короче, согнуты полукольцом, с широкими боковыми и одним брюшным плоскими выростами; наружный киль «ладьи» тоже короткошиповатый. Наконец, третий тип — самые мелкие, свернутые полным или почти полным кольцом, с несколькими рядами бугорков по спинке.

Каждый тип семянок занимает в соплодии строго определенное положение. Дело в том, что все семянки загнуты к центру корзинки; естественно поэтому, что от периферии к центру радиус кривизны плода становится короче, а кривизна его возрастает. И, действительно, когтевидные семянки — самые периферические, а кольцевидные — самые внутренние. В типичной ладьевидной семянке, как в плотном футляре, лежат две кольцевидные. Такая картина наблюдается в зоне перехода от ладьевидных к кольцевидным, а дальше к центру — только кольцевидные семянки, от более крупных к самым мелким. Ладьевидные семянки вместе

с двумя переходными типами образуют сплошную зону плотно налегающих друг на друга плодов.

Таким образом, у ноготков морфотип плода и положение его в соплодии тесно взаимно обусловлены. Здесь действует морфогенетическая корреляция, определенные закономерности соотносительного роста.

Надо еще раз подчеркнуть, что гетероморфность плодов ноготков, как и всех гетерокарпных видов, определена генотипом, который и реализуется в ходе морфогенеза корзинки.

Нами изучались количественные соотношения разных типов плодов в связи с плодовитостью корзинок и особей. В материале 1970 г. была обнаружена особь, у которой средняя плодовитость корзинки была значительно выше, чем у остальных экземпляров выборки: 42.6 семянок против 26.8 Посевы последующих двух лет показали, что признак высокой плодовитости корзинки является устойчивым, поэтому в дальнейшем анализировались раздельно две формы: форма Т (типичная) и форма ВП (высокоплодовитая).

В 1971 и 1972 гг. средняя плодовитость корзинки формы Т составила соответственно 26.1 и 29.8 семянок, а формы ВП — 39.6 и 44.1. Подсчет и анализ всех цветков корзинки убеждают в том, что высокая плодовитость корзинок формы ВП обусловлена фертилизацией некоторой части трубчатых цветков. Так, у формы Т в среднем общее число цветков в корзинке — 157.5, а процент фертильных — 20.3; у формы ВП соответственно — 148 и 41.2

Если справедлив наш вывод о зависимости формы семянок от их положения в корзинке, то надо ожидать, что в корзинках формы ВП будет высокий процент кольцевидных семянок, так как плодовитость корзинок возрастает за счет их центральных цветков. Такое предположение вполне оправдалось. Результаты анализа 1300 соплодий представлены в табл. 7.

ТАБЛИЦА 7

Процентное соотношение разнотипных плодов в корзинках *Calendula officinalis*

Формы	Средний процент семянок разного типа в одной корзинке				
	когтевидных — I	переходных от I к II типу	ладьевидных — II	переходных от II к III типу	кольцевидных — III
Т	23.1	11.5	18.1	32.9	14.4
ВП	13.2	9.7	9.7	17.0	50.4

Небольшой (по количеству моделей) опыт с удалением цветков прямо указывает на то, что каждый тип семянок занимает строго определенное место в корзинке. Удалялись цветки из разных зон соцветия, но только фертильные (язычковые), в фазе завязывания плодов (венчик увял или опал). Результаты опыта приведены в табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Влияние удаления цветков в корзинках *Calendula officinalis* на количество плодов разного типа

Какие цветки удалялись	В среднем на одну корзинку						
	удалено цветков	созрело плодов	в том числе по типу семянок, %				
			когтевидных — I	переходных от I к II типу	ладьевидных — II	переходных от II к III типу	кольцевидных — III
Периферические	18	10.8	1.9	4.6	1.9	25.9	65.7
Средние	11	21.6	35.2	4.7	10.7	9.5	39.9
Внутренние	11	19.4	26.8	5.2	32.1	24.8	10.1

Для большей достоверности нами статистически обработан значительный материал, собранный в разные годы в разных пунктах Ульяновской области. Без разделения на формы был вычислен коэффициент корреляции между плодовитостью корзинки и количеством каждого из трех основных типов семянок. Результат обработки представлен в табл. 9.

ТАБЛИЦА 9

Коэффициент корреляции между плодовитостью корзинки и количеством семянок трех типов у *Calendula officinalis*

Пункт произрастания, годы сбора	Объем выборки (число корзинок)	Тип семянок		
		когтевидные	ладьевидные	кольцевидные
Окр. Ульяновска, 1968—1969	239	+0.102 (0.062—0.267)	+0.317 (0.159—0.459)	+0.727 (0.636—0.792)
Село Ундоры, 1970—1972	1331	+0.120 (0.033—0.207)	+0.216 (0.137—0.302)	+0.794 (0.762—0.829)

Примечание. Цифры в скобках — 99-процентные границы доверительного интервала генерального коэффициента корреляции.

Из таблицы явствует вполне достоверная высокая положительная корреляция между плодовитостью корзинки и количеством только кольцевидных плодов, развивающихся из центральных цветков. Из этой числовой корреляции следует и морфогенетическая: «положение в соплодии — форма семянок».

Соплодия разного порядка в пределах особи, иначе говоря, корзинки самые первые и последние по срокам цветения и плодоношения, практически не различались по плодовитости и соотношению типов плодов.

Плодовитость корзинок и особей мы анализировали по годам (1970—1972), которые существенно различались метеорологически. Очень засушливым был 1972 год. Цифровые данные приводятся в табл. 10.

ТАБЛИЦА 10

Средние показатели плодовитости *Calendula officinalis* по годам (числитель — форма Т, знаменатель — форма ВП)

Год сбора	Число корзинок на особи	В корзинке		На особи	
		всего плодов	кольцевидных, %	всего плодов	кольцевидных, %
1970	35.2/33.0	26.8/42.8	15.3/52.2	931/1405	15.2/52.1
1971	25.8/20.0	25.9/39.9	14.7/54.4	711/747	14.6/54.5
1972	12.3/6.9	29.8/44.1	13.4/49.4	362/302	13.4/49.4
Вариабельность за 3 года, %		15.2/15.4		67.4/106.1	

Примечание. Некоторое снижение процента кольцевидных плодов в 1972 г. произошло за счет увеличения числа переходных от ладьевидных к кольцевидным.

Из данных таблицы следуют очень четкие выводы.

1. Плодовитость корзинки достаточно устойчива и не зависит от условий года (коэффициент вариации 15% — очень невысокий).

2. Плодовитость особей существенно меняется по годам, но эти колебания определяются различиями в числе корзинок.

3. Количественное соотношение разнотипных плодов совершенно не зависит от плодовитости особи; оно складывается в ходе морфогенеза корзинки и не меняется от условий произрастания.

Таким образом, у ноготков морфогенетической единицей, или иначе — коррелируемой системой — выступает не особь, а соцветие.

Опыты по проращиванию гетероморфных семянок ноготков не обнаружили существенных различий в характере прорастания.

Материал настоящей статьи, как нам кажется, позволяет сделать некоторые общие выводы об особенностях проявления гетерокарпии в онтогенезе.

У каждого гетерокарпного вида морфологические признаки разнотипных плодов, морфология и физиология их семян строго постоянны, они жестко запрограммированы генотипом. Но пространственно-временна́я последовательность размещения морфотипов плодов на особи и их количественное соотношение регулируются онтогенетическими факторами и в той или иной мере изменчивы. Эти регулирующие факторы могут быть существенно различны в зависимости от морфологической природы соцветия.

В соцветиях с неограниченным ростом и осями ветвления разного порядка, т. е. с разновозрастными цветоносами, размещение плодов и их количественное соотношение регулируются физиологическим состоянием всей особи, которая является в этом случае морфогенетической единицей.

Физиологические различия соцветий в период формирования того или иного морфотипа плода обусловливают физиологическую разнородность их семян.

В высокоспециализированных соцветиях с ограниченным ростом и более или менее одновременным заложением и плотным размещением цветков регулирующим фактором выступает морфогенетическая корреляция, законы соотносительного роста, поэтому форма плода определяется его положением в соплодии. Пространственная последовательность размещения морфотипов плодов оказывается постоянной, и их количественное соотношение не коррелирует с плодовитостью особи. Морфогенетической единицей является отдельное соцветие.

ЛИТЕРАТУРА

Войтенко В. Ф. (1968). Формы гетерокарпии в семействе *Brassicaceae* и их эволюционная оценка. Бот. ж., 53, 10. — Войтенко В. Ф. (1969). Опыт изучения гетерокарпии в семействе крестоцветных. Автореф. канд. дисс. Л. — Войтенко В. Ф. (1974). Основные черты дисперсии гетерокарпных крестоцветных. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. — Левин Г. Г. (1973). Некоторые соотношения внешних и внутренних факторов в развитии растений. Бот. ж., 58, 5. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Левина Р. Е. (1967). Аспекты изучения гетерокарпии. Бот. ж., 52, 1. — Левина Р. Е., В. Ф. Войтенко. (1975). Гетерокарпия, или разноплодие. Природа, 5. — Малышева Р. А. (1953). К вопросу о разноплодии у покрытосеменных растений. Бот. ж., 38, 3. — Марасов А. Н. (1974). Последовательность образования гетероморфных плодов у вайды Буассье (*Isatis boissieriana* Reichb.) и этионемы мясокрасной (*Aethionema carneum* (Soland.) Fedtsch.). В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. — Тараканов К. Н. (1952). Опыт историко-экологического изучения гетерокарпии некоторых видов солончаковых растений. Растение и среда, III. — Холоденко Б. Г. (1952). Формирование семян у аксириса и садовой лебеды. Агробиология, 3. — Pomplitz R. (1956). Die Heteromorphie der Früchte von *Calendula arvensis* unter besonderer Berücksichtigung der Stellungs- und Zahlverhältnisse. Beiträge Biol. Pflanzen, 32, 3.

Ульяновский государственный педагогический институт.

Получено 15 I 1976.

SUMMARY

Using the example of two species from the *Brassicaceae* family — *Isatis boissieriana* Reichb., *Aethionema carneum* (Soland.) Fedtsch. and one species from the family *Asteraceae* — *Calendula officinalis* L. — the factors determining the topography and numerical ratio of different fruit types on one plant and in an inflorescence are analysed. On a large numerical material it is shown that for the inflorescences with unlimited growth and with ramification axes of different orders (*Brassicaceae* type) the regulating factor is the physiological state of the whole individual; it proves to be an integral morphogenetic unit. In the case of inflorescences of *Asteraceae* type (limited growth, simultaneous initiation and tight arrangement of flowers) — the regulating factors are the limitations of correlated growth, whereas the morphogenetic unit is a separate inflorescence.

УДК 581.446.2 : 582.572.2 (6)

М. В. Баранова

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ЛУКОВИЦ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В АФРИКЕ

M. V. BARANOVA. PECULIARITIES OF BULB MORPHOLOGY AND BULB FORMATION IN SOME AFRICAN *LILIACEAE*

Проведено изучение строения и формирования некоторых видов *Ledebouria*, *Drimiopsis*, *Ornithogalum*, *Eucomis*, *Veltheimia*, *Bowiea*, *Dipcadi*, *Lachenalia*, *Neobakeria*, встречающихся в разных типах растительности. Среди изученных растений выделена группа корневищно-луковичных растений и прослежено их формирование в онтогенезе. Разнообразие в строении луковиц позволило выделить среди них 3 основных типа. Отмечена приуроченность растений с определенным типом строения луковиц и различных корневищно-луковичных растений к определенным экологическим условиям. Эта связь нередко выявляется на ранних этапах развития растений.

Подавляющее число луковичных растений принадлежит к семействам *Amaryllidaceae*, *Iridaceae* и *Liliaceae*. В сем. *Liliaceae* представители более 40 родов имеют луковицы. Луковичные растения распространены от тропиков до Заполярья и встречаются в различных типах растительности. Они растут в пустынях, степях, на лугах, в лесах, в горных районах и даже на болотистых участках.

Учитывая разнообразие экологических условий, можно предположить разнообразие морфологического строения луковиц и, возможно, приуроченность определенных типов строения луковиц к конкретным условиям произрастания.

Луковичные травянистые многолетники в эколого-морфологическом плане до последнего времени оставались наиболее слабо изученной группой (Серебряков, 1962). Однако в последние годы появились работы, в которых этому вопросу уделялось заметное внимание (Schlitter, 1955; Ахвердов, 1956; Артюшенко, 1970; Хохряков, 1975).

Настоящее исследование посвящено результатам изучения строения и формирования луковиц у представителей трибы *Scilleae* сем. *Liliaceae*, обитающих в различных районах Африки. Выбор в качестве объектов этих растений обусловлен тем, что в Африке произрастает около половины родов сем. *Liliaceae*, представители которых имеют луковицы, а районы их распространения отличаются большим разнообразием климатических и экологических условий. Как отмечает Бьюз (Bews, 1925), характеризуя Южную Африку, «трудно найти место на земном шаре, где бы климат был так разнообразен на столь относительно небольшой территории: от тропического до умеренного, от очень влажного, до исключительно сухого» (стр. 22).

Исследования проводились с 1965 г. на живых растениях коллекции в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

На территории Африки произрастают луковичные растения сем. *Liliaceae*, принадлежащие к 20 родам. Африканским континентом ограничиваются ареалы представителей *Drimiopsis* Lindl., *Galtonia* Decne., *Albuca* L., *Drimia* Jacq., *Eucomis* L'Herit.; в южной Африке произрастают виды

Pseudogaltonia O. Kuntze и *Bowiea* Harv.; эндемами юго-западной Африки (Капская область) являются представители родов *Lachenalia* Jacq., *Polyxena* Kunth, *Neobakeria* Schlechter, *Veltheimia* Gleditsch; ареалы родов *Dipcadi* Medic., *Scilla* L., *Ornithogalum* L., кроме Африки, охватывают Европу и частично Азию; роды *Urginea* Steinheil и *Ledebouria* Roth имеют палеотропическое распространение (Thiselton-Dyer, 1898; Phillips, 1951; Hutchinson, Dalziel, 1963).

Большинство представителей *Ledebouria* и *Drimiopsis* произрастают в центральной тропической Африке, в районах с более или менее равномерным распределением осадков в течение года и с высокой годовой температурой.

Ledebouria **Roth.** В роде около 50 видов. Они распространены в центральной тропической и южной Африке, в Индии и на о. Шри-Ланке. Большинство видов произрастает во влажных, тенистых местах, под пологом леса, на травянистых холмах; некоторые виды встречаются на скалах и каменистых склонах вдоль ручьев. Это исключительно влаголюбивая группа растений (Merwe, 1942).

Своеобразие запасающих органов растений этой группы состоит в том, что их луковицы расположены на подземных корневищах. Луковицы от 1.5 до 15 см в диаметре, в их составе 10—20 разросшихся влагалищ листьев одного или нескольких вегетационных циклов; корневище достигает 10 см длины и более. По всей длине корневище покрыто многолетними корнями. Растения этой группы можно определить как корневищно-луковичные (рис. 1).

Процесс формирования корневищно-луковичного растения мы проследили на примере *Ledebouria socialis* (Baker) Jess.

Прорастание семян подземное (рис. 2, *а*), в первый год сеянец имеет 3—5 листьев с широкими пластинками и замкнутыми влагалищами (рис. 2, *б*). Луковица в первый и последующие годы сложена только влагалищами листьев. Заложение листьев в луковице и их рост идут непрерывно в течение года. Первое соцветие закладывается на второй год. В дальнейшем ежегодно формируются 6—8 листьев и пазушное соцветие. Нарастание луковицы моноподиальное.

Влагалище каждого листа сохраняется в луковице 12—14 месяцев. В течение этого срока влагалища-чешуи [1] постепенно отодвигаются к периферии новыми нарастающими листьями и, расходуя свои запасы питательных веществ, засыхают и отмирают. Однако стеблевая часть — донце, на котором чешуи были расположены, сохраняется. Сохраняются на нем и корни. В результате под луковицей образуется различной длины корневище; оно является по сути дела многолетней стеблевой частью луковицы. С годами длина корневища увеличивается, поскольку его нарастание происходит быстрее, чем отмирание. По нашим наблюдениям, стеблевая часть луковицы *L. socialis* живет около шести лет, в то время как чешуи луковицы возобновляются ежегодно.

Для *L. socialis* характерно образование большого числа почек в пазухах чешуй. Луковицы-детки, которые формируются из почек, развиваются сначала под защитой чешуй, а затем по мере засыхания чешуй освобождаются от их покрова. Однако они не теряют связи с материнским растением и продолжают развиваться, оставаясь на корневище. В дальнейшем в пазухах чешуй луковиц-деток в свою очередь закладываются новые пазушные почки. В результате образуется большое гнездо разновозрастных луковиц, соединенных единым многолетним разветвленным корневищем.

У разных видов рода *Ledebouria* длина корневища различна и часто определяется экологическими условиями. Обычно представители рода, растущие в более засушливых условиях, имеют более короткое и компактное корневище. Таковы *L. revoluta* (L. f.) Jess., *L. marginata* (Baker) Jess., *L. undulata* (Jacq.) Jess., *L. luteola* Jess. (рис. 3) и другие, растущие на каменистых склонах вдоль ручьев в южной и юго-восточной Африке

[1] Под влагалищами-чешуями мы понимаем разросшиеся влагалища листьев, зеленые пластинки которых засыхают и отмирают.

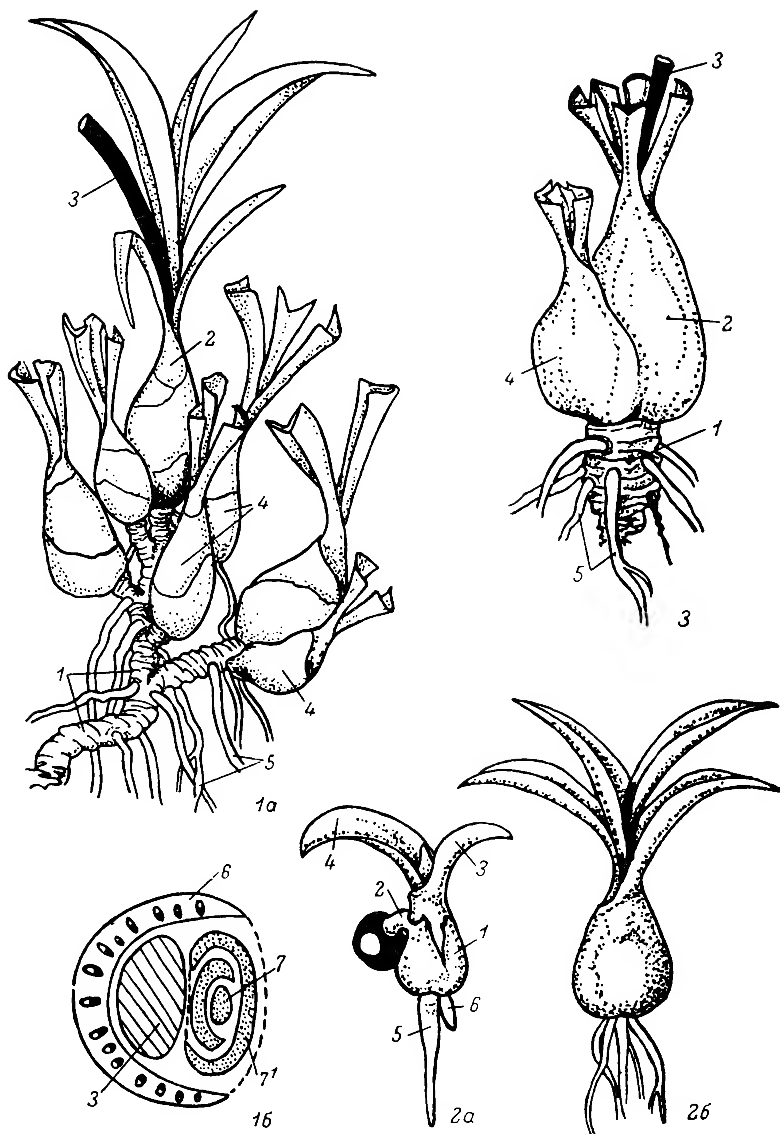


Рис. 1. Корневищно-луковичное растение *Ledebouria socialis* (Baker) Jess.

а — общий вид, *б* — схема расположения почки возобновления в луковице (моноподий); *1* — корневище, *2* — материнская луковица, *3* — цветонос, *4* — луковицы-детки, *5* — многолетние придаточные корни, *6* — влагалище последнего внутреннего листа, *7* — почка возобновления, 7^1 — первый зачаток почки.

Рис. 2. Сеянцы *Ledebouria socialis* в возрасте одного месяца (*а*) и 10 месяцев (*б*).

1 — влагалище семядоли, *2* — средняя часть семядоли, *3* — первый лист, *4* — второй лист, *5* — главный корень, *6* — придаточный корень.

Рис. 3. *Ledebouria luteola* Jess. с коротким корневищем.

Обозначения те же, что на рис. 1.

(Jessop, 1970). У этих видов длина корневища обычно меньше высоты луковицы.

Drimiopsis Lindl. В роде около 20 видов, из них 13 распространены в тропической центральной Африке, остальные — в южной Африке. Виды рода встречаются главным образом во влажных и теневых местах, в тропическом лесу, иногда поднимаются в горы до 1200 м над ур. м. (Merwe, 1945—1946; Jessop, 1972).

Большинство видов рода можно считать корневищно-луковичными растениями — *D. kirkii* Hook. f. (рис. 4), *D. crenata* F. van der Merwe, *D. woodii* Baker и др. Их луковицы от 2.5 до 5 см в диаметре, черепитчатые,[2] не плотные, имеют 10—20 чешуй — разросшихся влагалищных частей черешков листьев двух-трех лет вегетации. Корневище, на котором расположены луковицы, достигает 5—10 см длины и покрыто многолетними ветвящимися придаточными корнями. Вегетативное размножение характеризуется высокой интенсивностью. Луковицы-детки долгое время сохраняют связь с единым корневищем, на котором образуют плотное гнездо.

В горных районах центральной тропической и юго-восточной Африки произрастают представители родов *Urginea*, *Ornithogalum*, *Eucomis*, *Galtonia* и др. Юго-восточная Африка является областью летних дождей и относительно сухой зимы, что уже создает сезонность климата. Однако в этом районе по климату выделяется юго-восточное побережье. Мозамбикское течение способствует увеличению тепла и влаги, приносимой на побережье в зимнее время, тем самым сглаживая границы сезонности. Этим объясняется распространение далеко на юг вдоль юго-восточного побережья Африки многих тропических видов (Вульф, 1944; Вальтер, 1974). Напротив, климат западных склонов гор юго-восточного побережья отличается большей сухостью, более четко выраженной сезонностью. Здесь преобладает субтропическая растительность. С продвижением на запад в область полупустыни Карро количество осадков резко сокращается и среди растений доминирующими становятся карликовые кустарники, суккуленты. а также геофиты.

Ornithogalum L. В роде свыше 100 видов. Он имеет две области распространения — Средиземноморье с прилегающими к нему странами и центральную и южную Африку. Все африканские тропические виды рода принадлежат к секции *Beryllis* Baker. Среди них *O. caudatum* Aiton, *O. ecklonii* Schlecht., *O. longibracteatum* Jacq. широко распространены по всей центральной Африке. Они растут в лесах, на склонах гор, поднимаясь выше 1000 м над ур. м.

Тропические виды рода — длительно вегетирующие растения, несущие по 6—8 длинных сочных ремневидных листьев.

Луковицы *O. caudatum* достигают 12 см в диаметре и часто расположены на поверхности почвы. Они туникатные, имеют 12—16 чешуй двух вегетационных циклов. Снаружи покрыты тонкой пленчатой чешуей (рис. 5, *а*). Все чешуи — разросшиеся влагалища листьев. Катафиллов в луковицах нет. Придаточные корни многолетние, ветвящиеся.

Большинство тропических видов *Ornithogalum* характеризуется высокой интенсивностью естественного вегетативного размножения. Луковицы-детки в большом числе расположены на наружней поверхности влагалищ листьев (рис. 5, *б*). Это необычное явление неоднократно отмечалось в литературе (Graham, Stewart, 1927; Гончарова, Крылова, 1967). Луковицы-детки закладываются в пазухах чешуй и развиваются на небольших столонах, которые впоследствии по мере роста чешуи прирастают к наружной стороне влагалища последующего листа. В результате каждая луковица-

---

[2] Черепитчатые луковицы у растений трибы *Scilleae* — явление довольно редкое и связано с наличием черешковых листьев. У многих видов *Drimiopsis*, в частности у *D. kirkii*, листья имеют сердцевидную пластинку и длинный черешок. Узкое основание черешка, заключенное в луковице, разрастается и после отмирания пластинки и верхней части черешка превращается в чешую. Основания этих чешуй остаются узкими, в результате чего образуются черепитчатые луковицы. Подобные луковицы, по-видимому, имеет и представитель другого рода — *Drimia haworthioides* Baker.

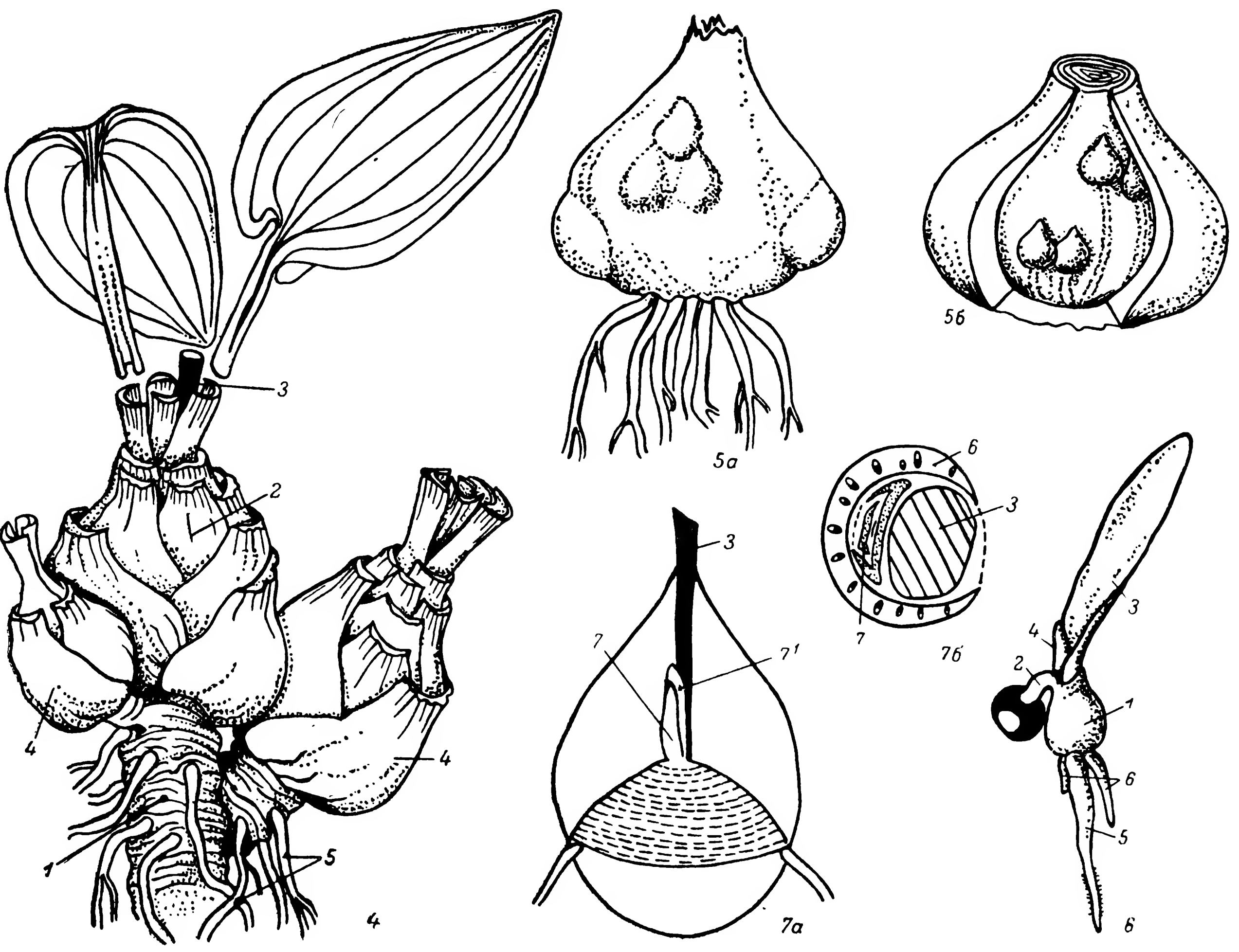


Рис. 4. Корневищно-луковичное растение *Drimiopsis kirkii* Hook. f.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 5. Луковица *Ornithogalum caudatum* Aiton.

а — общий вид, *б* — луковицы-детки на влагалище листа (часть предшествующей чешуи удалена).

Рис. 6. Сеянец *Eucomis bicolor* Baker.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Рис. 7. Луковица *Eucomis bicolor* (схема).

а — продольный срез луковицы с почкой возобновления, *б* — поперечный срез верхушки луковицы с почкой возобновления (симподий); обозначения те же, что на рис. 1.

детка имеет в ткани влагалища листа самостоятельный тяж проводящего пучка.

Прорастание семян *O. caudatum* надземное. В сеянце первого года жизни, кроме зеленой цилиндрической семядоли, формируются 1—2 листа. Число листьев сеянца увеличивается с каждым годом, пока не достигнет 6—8. На третий-четвертый год закладывается первое соцветие.

Eucomis **L'Hérit.** В роде 14 видов, произрастающих в центральной Африке (район Великих озер — Ньяса, Танганьика, Виктория) и вдоль побережья юго-восточной Африки. Встречаются во влажных ущельях гор, среди скал, холмов, вдоль ручьев, иногда на болотистых участках.

Растения достигают 50—80 см высоты, имеют до 12 приземных широких волнистых по краю листьев, вегетация которых длится почти круглый год. Особенностью видов этого рода является наличие пучка листовидных брактей на вершине соцветия.

Луковица плотная, конусовидная, до 10 см в диаметре, покрыта тонкой пленчатой буровато-красной чешуей, нередко наполовину расположена над поверхностью почвы. В луковице от 30 до 60 незамкнутых сочных чешуй трех-четырех вегетационных циклов. Один цикл представлен одним катафиллом и 6—12 влагалищами листьев. Донце выпуклое клубнеподобное.

Формирование растения до цветения было прослежено у *E. bicolor* Baker. Прорастание семян у растений этого вида подземное (рис. 6). В первый год у сеянца формируется 3—4 листа с широкими пластинками. Главный корень функционирует 3—4 месяца, а затем отмирает. В дальнейшем образуются придаточные многолетние ветвящиеся корни. Катафиллы в луковицах закладываются только со второго года. Число листьев у молодых растений с каждым годом возрастает, пока не достигнет 10—12. На третий-четвертый год в луковице закладывается соцветие и нарастание луковицы становится симподиальным (рис. 7).

Galtonia **Decne.** В роде 3 вида; все произрастают на западных сухих склонах гор юго-восточной Африки среди высокотравья.

Растения имеют 5—6 приземных ремневидных сочных листьев, которые вегетируют 2—3 месяца. Луковица плотная конусовидная, до 5 см в диаметре, покрыта пленчатой тонкой чешуей. В луковице 16—18 незамкнутых чешуй обычно двух вегетационных циклов. Каждый цикл складывается из двух катафиллов, 4—6 влагалищ вегетирующих листьев и соцветия. Многолетние придаточные ветвящиеся корни обладают контрактильными свойствами. Вегетативное размножение слабое.

Развитие растений до цветения было прослежено у *G. candicans* Decne. и *G. princeps* Decne. Их семена прорастают надземно. У сеянцев первого года, кроме зеленой цилиндрической семядоли, формируются два цилиндрических листа (рис. 8, *а*). Листья с дорзивентральной пластинкой и катафиллы образуются только со второго года жизни (рис. 8, *б*). На третий год в луковице закладывается первое соцветие и нарастание луковицы становится симподиальным.

Bowiea **Harv.** Монотипный род. *Bowiea volubilis* Harv. — эндемик юго-восточной Африки, одно из самых своеобразных луковичных растений. Встречается в сухих районах среди кустарников в саванне, на каменистых сухих осыпях. Луковицы иногда можно видеть на поверхности почвы.

Растение имеет два коротких линейно-желобчатых листа, которые вегетируют не более двух-трех недель, и длинный, до 2—3 м, вьющийся и ветвящийся цветонос, живущий несколько месяцев. Луковица широкояйцевидная, до 15 см в диаметре (рис. 9, *а*), состоит из 7—10 полузамкнутых очень сочных чешуй, принадлежащих двум-трем вегетационным циклам. За один цикл формируются 1—2 катафилла и 2 листа. Корни многолетние, ветвящиеся. В пазухах чешуй закладываются луковицы-детки, которые не порывают связи с материнским растением до тех пор, пока не отомрут чешуи, в пазухах которых они заложились.

Семена *B. volubilis* прорастают надземно. В первый год, кроме цилиндрической семядоли, формируются 1—2 катафилла и 1—2 цилиндрических

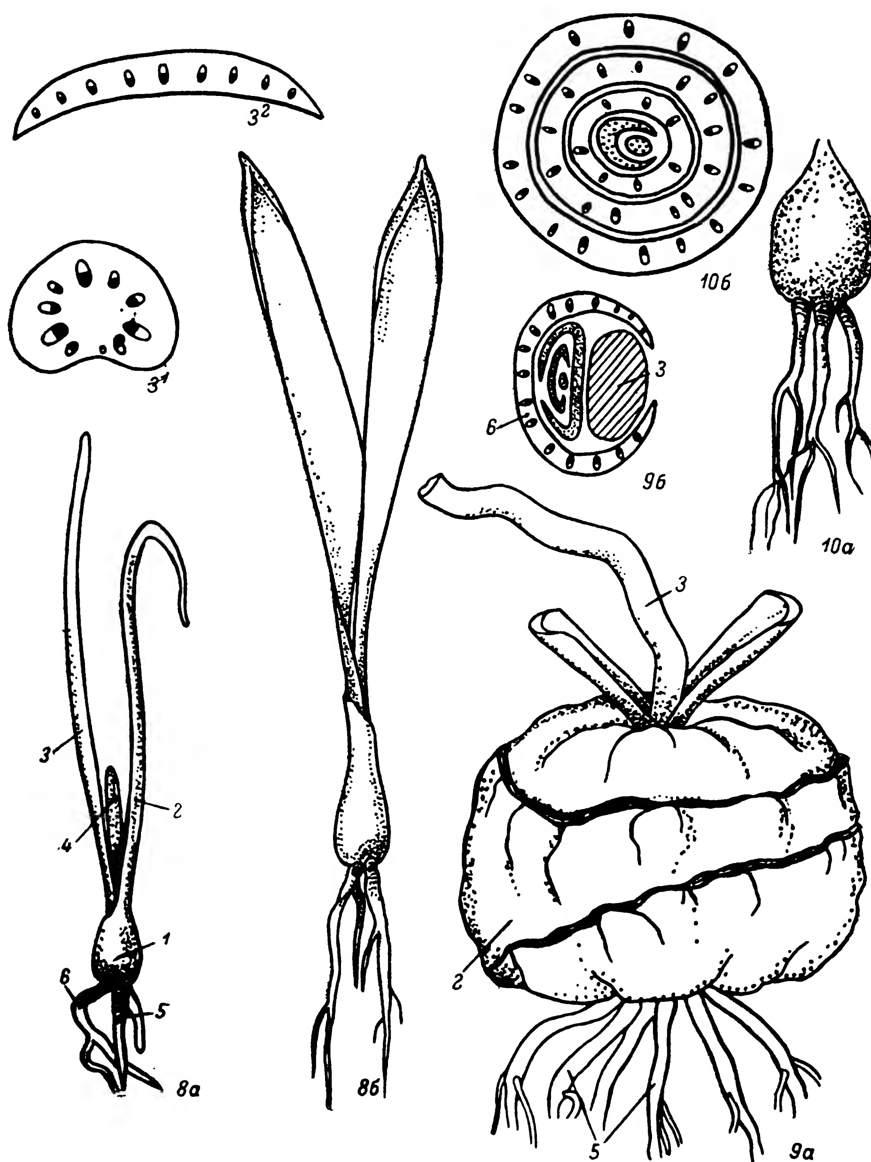


Рис. 8. Сеянцы *Galtonia candicans* Decne. в возрасте двух с половиной месяцев (*а*) и на второй год вегетации (*б*).

3^1 — поперечный срез листа первого года вегетации (схема), 3^2 — поперечный срез листа второго года вегетации (схема); остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Рис. 9. Луковица *Bowiea volubilis* Harv.

а — общий вид, *б* — схема расположения почки возобновления в луковице (симподий); обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 10. Сеянец *Bowiea volubilis.*

а — луковица в возрасте одного года, *б* — поперечный срез однолетней луковицы.

листа с замкнутыми влагалищами (рис. 10). Главный корень функционирует 1—2 месяца и заменяется многочисленными контрактильными придаточными ветвящимися корнями. Первое соцветие закладывается в луковице на третий год, после чего нарастание луковицы становится симподиальным.

Dipcadi **Medic.** В роде около 100 видов, распространенных в Африке (около половины видов рода), в южной Европе, Средней Азии и в Индии. В Африке они обитают главным образом в сухих районах — пустынях, на песчаных и известняковых склонах гор. В тропической зоне поднимаются в горы до 2000 м над ур. м.

Растения с 2—8 приземными линейными листьями. Луковицы конические плотные, 2—4 см в диаметре, снаружи покрыты коричневатыми кожистыми чешуями.

Были исследованы луковицы *D. serotinum* (L.) Medic., который произрастает на обширной территории в северной Африке и в южной Европе. Луковица имеет 10—15 незамкнутых чешуй, составляющих два-три вегетационных цикла. Каждый цикл представлен 2—3 катафиллами, 3—4 чешуями — разросшимися влагалищами листьев — и соцветием. Сходное строение имеют луковицы *D. tortile* R. A. Dyer и *D. olgotrichum* Baker, растущие в сухих районах южной Африки. У изученных видов интенсивность вегетативного размножения слабая.

Семена *D. serotinum* прорастают надземно, и в первый год цилиндрическая семядоля является единственным органом ассимиляции сеянца (рис. 11). Кроме нее, в первый год формируются 2 катафилла. Главный корень функционирует первые 2—3 месяца, а затем сменяется придаточными ветвящимися корнями.

Первый настоящий лист формируется на второй год. Он обычно один. В последующие годы число листьев постоянно увеличивается, и на четвертый год, когда закладывается первое соцветие, достигает 4—5 (рис. 12). С переходом к цветению моноподиальное нарастание сменяется симподиальным.

Своеобразным районом южной Африки является Капская область, расположенная на крайнем юго-западе Африки южнее полупустыни Карро. Это область зимних дождей и сухого лета. Как отмечает Бьюз (Bews, 1925), по ежегодной норме осадков она является самой влажной областью южной Африки, однако все осадки выпадают зимой, а жаркое лето отличается сухостью. Здесь очень много геофитов, в частности луковичных. Встречаются представители многих родов сем. *Liliaceae*, в том числе и эндемичных, таких как *Lachenalia*, *Veltheimia*, *Neobakeria*, *Polyxena*.

Lachenalia **Jacq.** В роде около 50 видов. Произрастают на песчаной почве, на сухих склонах прибрежных холмов, реже по берегам рек. Представители этого рода имеют 2 широколанцетных сочных листа или линейные желобчатые в числе 4—10. Их луковицы шаровидные, слегка сжаты у полюсов, 1—2.5 см в диаметре, покрыты тонкой пленчатой сухой чешуей.

По строению зрелых луковиц виды рода можно подразделить на 2 группы.

Первая включает виды с двумя широколанцетными листьями — *L. glaucina* Jacq. (рис. 13, *I*), *L. liliflora* Jacq., *L. pallida* Aiton, *L. mutabilis* Loddiges, *L. orchioides* Aiton, *L. tricolor* Jacq. и др. Это наиболее многочисленная группа. Их луковицы составлены двумя сочными замкнутыми чешуями — разросшимися влагалищами вегетирующих листьев. Им предшествуют тонкая замкнутая влагалищная чешуя и 1—3 небольших катафилла.

Ко второй группе относятся виды с 4—10 линейными листьями — *L. orthopetala* Jacq., *L. contaminata* Aiton (рис. 13, *II*), *L. pendula* Aiton и др. Их луковицы состоят из 3—4 незамкнутых чешуй. Как и у видов первой группы, в составе луковицы есть влагалищная чешуя и 1—3 катафилла.

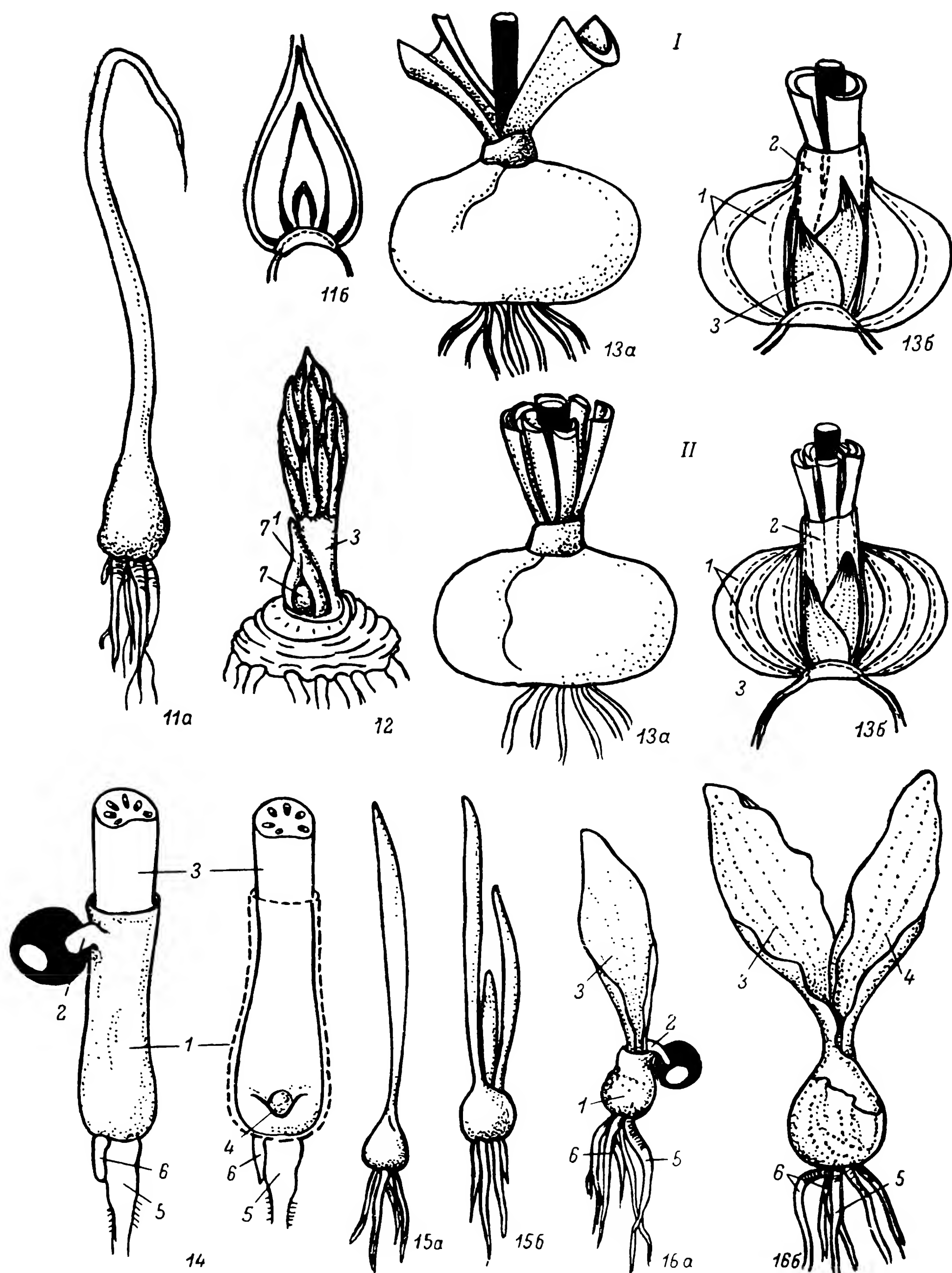


Рис. 11. Сеянец *Dipcadi serotinum* (L.) Medic.

а — общий вид к концу вегетации первого года, *б* — продольный срез однолетней луковицы.

Рис. 12. Соцветие текущего года и почка возобновления будущего года в луковице *Dipcadi serotinum* (чешуи луковицы удалены).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 13. Луковицы *Lachenalia glaucina* Jacq. (*I*) и *L. contaminata* Aiton (*II*).

а — общий вид, *б* — продольный срез; *1* — чешуи луковицы, *2* — влагалищная чешуя, *3* — катафиллы.

Рис. 14. Проросток *Lachenalia pendula* Aiton.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Рис. 15. Сеянцы *Lachenalia glaucina* (*а*) и *L. contaminata* (*б*) в возрасте четырех месяцев.

Рис. 16. Сеянцы *Veltheimia glauca* Jacq. в возрасте одного месяца (*а*) и в возрасте 6 месяцев (*б*).

Обозначения те же, что на рис. 2.

Луковицы всех видов *Lachenalia* ежегодно возобновляющиеся. Их корни однолетние, неветвящиеся. Интенсивность вегетативного размножения слабая.

Процесс формирования луковиц из семян был прослежен у 13 видов рода. Семена у них прорастают подземно (рис. 14). Дальнейшее развитие у видов широколистной и узколистной групп идет различно. У первой группы в первый год формируются один цилиндрический лист (рис. 15, *а*) и 1—2 катафилла. У видов второй группы в первый год формируются только листья в числе 2—3 (рис. 15, *б*). Катафиллы появляются только на следующий год. На второй год у всех видов рода закладывается специализированная пленчатая влагалищная чешуя, которая играет защитную роль. Сначала она, как футляр, окружает молодые листья, а затем по мере засыхания периферийных чешуй окружает в виде пленки разросшиеся влагалища вегетирующих листьев, составляющих основной объем луковицы. Первое соцветие у видов *Lachenalia* закладывается на третий год. Таким образом, в этом роде существуют две группы видов, различающихся строением зрелых луковиц и ходом их формирования на ранних этапах развития. Различия в строении сеянцев разных видов *Lachenalia* дают основание полагать, что их становление проходило в разных экологических условиях. С заложением соцветия нарастание луковицы становится симподиальным.

Neobakeria **Schlechter.** В роде 8 видов, встречающихся в сухих местообитаниях. Это невысокие, до 20 см, растения с 2—3 листьями и плотной, яйцевидной, до 1.5—2 см в диаметре, луковицей, покрытой тонкой пленчатой чешуей. В ежегодно возобновляющейся луковице две сочных замкнутых чешуи, 1—3 катафилла и тонкая пленчатая влагалищная чешуя. Корни однолетние, придаточные, неветвящиеся, контрактильные. Вегетативное размножение слабое.

Семена *N. angustifolia* (L. f.) Schlechter прорастают подземно. У однолетнего сеянца формируются 1 лист с цилиндрической пластинкой и 1 катафилл. Дальнейшее развитие происходит так же, как у видов *Lachenalia*, имеющих широколанцетные листья.

Veltheimia **Gleditsch.** В роде 5 видов, все произрастают среди высоких трав и кустарников на мысе Доброй Надежды и в прилегающей береговой зоне. Этот район характеризуется зимними дождями и постоянными сильными летними туманами.

Представители рода достигают 50—80 см высоты, несут 6—8 широколанцетных крупных листьев. Их луковицы плотные, до 5—7 см в диаметре, с пленчатыми сухими наружными чешуями, имеют 15—24 незамкнутых чешуй трех-четырех вегетационных циклов. Донце у основания луковиц нередко выпуклое, а иногда (*V. roodeae* Phillips) в виде короткого корневища (до 2—2.5 см) выступает из луковицы. Ежегодно в луковице формируются 1—3 катафилла, 5—7 листьев и соцветие. Корни многолетние придаточные, ветвящиеся, с четко выраженной зоной втягивания. В пазухах чешуй регулярно закладываются луковицы-детки.

Онтогенетическое развитие прослежено на *V. viridifolia* (L.) Jacq. и *V. glauca* Jacq. Семена прорастают подземно (рис. 16, *а*). В сеянце первого года формируются 2 листа с широкими яйцевидными пластинками и замкнутыми влагалищами (рис. 16, *б*). Катафиллы закладываются на второй или третий год; на третий год в луковице формируется первое соцветие. Главный корень функционирует 3—4 месяца и затем замещается придаточными ветвящимися корнями. С переходом к цветению моноподиальное нарастание сменяется симподиальным.

Исследование строения подземных органов различных представителей трибы *Scilleae* семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке, позволяет выделить среди них две жизненные формы: корневищно-луковичные и луковичные растения. Различия между ними определяются продолжительностью жизни осевой части — стебля — и чешуй, расположенных на ней.

У корневищно-луковичных растений продолжительность жизни стебля и корней больше, чем чешуй, поэтому после отмирания наружных чешуй

стеблевая часть, на которой они расположены, сохраняется и приобретает вид корневища, несущего многолетние ветвящиеся корни. Длина корневища у этих растений различна и определяется продолжительностью жизни его тканей. Стеблевая часть в виде корневища может сохраняться от двух до шести лет и более. Эта жизненная форма отмечена у представителей многих африканских родов сем. *Liliaceae* — *Ledebouria*, *Drimiopsis*, *Scilla*, *Albuca*, *Chortolirion*, *Veltheimia* и др.

При развитии из семени в первый год жизни корневищно-луковичные растения образуют луковицу с розеточной структурой моноподиально нарастающего побега. С переходом в репродуктивную фазу развития розеточная структура сохраняется у всех представителей трибы *Scilleae*, а нарастание главного побега или остается моноподиальным (*Ledebouria socialis*) или чаще сменяется симподиальным.

У луковичных растений (в отличие от корневищно-луковичных) чешуи, корни и часть стебля—донца, на котором они расположены, отмирают одновременно. В результате вся стеблевая часть луковицы — донце — покрыто чешуями, а его основание имеет вогнутую полусферическую форму. Строение луковиц разнообразно и определяется способом нарастания, типом и числом чешуй, их слагающих, числом вегетационных циклов, особенностями формирования луковиц, ритмом развития и т. д.

Среди изученных представителей были выделены три основных типа луковиц.

1. Луковицы составлены только разросшимися влагалищами листьев. Возобновление луковиц происходит в течение нескольких лет.

2. Луковицы составлены влагалищами листьев и специализированными чешуями-катафиллами. Возобновление луковиц происходит в течение нескольких лет.

3. Луковицы составлены влагалищами листьев и катафиллами. Возобновление луковиц происходит ежегодно.

Следует отметить, что подобные типы строения луковиц характерны также для луковиц корневищно-луковичных растений, с той лишь разницей, что ежегодно возобновляющихся луковиц у них нет. В данном случае можно говорить только о ежегодно возобновляющихся чешуях, поскольку осевая часть луковицы многолетняя.

Проведенные исследования показали, что определенные типы строения луковиц и луковиц на корневищах связаны с определенными экологическими условиями.

Луковицы I типа характерны для растений влажных тропических областей, где сезонность климата слабо выражена или не выражена совсем. Это длительно вегетирующие растения с крупными сочными листьями, которые формируются непрерывно в течение года. Луковицы у них крупные, имеют много чешуй нескольких вегетационных циклов. Проводящие пучки в тканях листьев лишены лигнифицированной обкладки, поэтому наружные чешуи луковиц тонкие и пленчатые. Имеются многолетние придаточные ветвящиеся корни. Контрактильные корни развиты слабо или совсем не развиты, что связано с отсутствием необходимости самоуглубления: луковицы часто расположены у поверхности почвы или даже на ее поверхности и прикрыты подстилкой из опавших листьев, травы, коры и веток.

Для большинства корневищно-луковичных растений, произрастающих в тропических районах, характерно длинное плагиотропное корневище (*Ledebouria socialis*, *Drimiopsis kirkii*, *D. woodii* и др.). Особенностью этих растений является образование больших гнезд разновозрастных луковиц. Это объясняется, с одной стороны, высокой интенсивностью вегетативного размножения, а с другой — длительным развитием луковиц-деток на материнском корневище.

Своеобразие луковичных и корневищно-луковичных растений, обитающих в условиях влажных тропиков, подчеркивается особенностями их развития на ранних этапах. Уже в первый год у них образуется до 4—5 листьев с широкими пластинками. Катафиллы не развиваются ни в пер-

вый, ни в последующие годы. Главный корень функционирует до четырех месяцев.

Луковицы II типа характерны для видов *Eucomis*, *Veltheimia*, *Ornithogalum*, *Galtonia*, *Pseudogaltonia*, *Scilla*, а также для видов *Bowiea* и *Dipcadi*, произрастающих в районах, где сезонность климата выражена достаточно четко. Луковицы этих растений также крупные, многочешуйные, однако в их составе появляются катафиллы. В каждом вегетационном цикле их формируется не более 1—3, но они всегда присутствуют в луковицах. Появление катафиллов связано с сезонностью климата.

Среди изученных растений, имеющих луковицы II типа строения, выделяются представители *Eucomis*, *Veltheimia* и *Ornithogalum*. Их луковицы во многом сходны с луковицами растений, обитающих во влажных тропических условиях. Они сходны также по строению однолетних сеянцев (развитие 3—4 листьев с широкой пластинкой, отсутствие катафиллов, большая, до 4 мéсяцев, продолжительность жизни главного корня). Все это дает основание полагать, что становление этих растений проходило в условиях влажного тропического климата, однако в дальнейшем аридизация климата привела к некоторым изменениям в структуре их луковиц.

Виды *Dipcadi* и *Bowiea* произрастают в более засушливых районах. Их листья узкие, короткие, сочные или жесткие. Проводящие пучки в тканях листьев окружены обкладкой из склеренхимных клеток, вследствие чего сухие (наружные) чешуи становятся жесткими, волокнистыми или кожистыми (*Pseudogaltonia clavata* (Masters ex Baker) Phillips, *Dipcadi serotinum* (L.) Medic., *D. tortile* R. A. Dyer, *Urginea multisetosa* Baker и др.). Период вегетации длится у них не более 1.5 месяца. Особенности этой группы видов проявляются уже на ранних этапах формирования луковиц: это формирование катафиллов в первый год жизни, образование не более двух цилиндрических листьев или их отсутствие (в этом случае роль листа выполняет зеленая семядоля), сокращение продолжительности жизни главного корня до двух месяцев, появление на придаточных корнях зоны втягивания и т. д. Все это свидетельствует о том, что становление представителей родов *Dipcadi* и *Bowiea* проходило в аридных условиях.

В районах с выраженной сезонностью климата произрастают многие корневищно-луковичные растения, у которых в составе луковицы также имеются катафиллы (*Veltheimia roodeae*, *Scilla natalensis* Planch., *Albuca transvaalensis* Mogg. и др.). Среди этих растений преобладают ортотропные короткокорневищно-луковичные растения. Это связано с сокращением продолжительности жизни корневища под влиянием более засушливых условий произрастания. Характерно, что у короткокорневищно-луковичных растений слабее интенсивность вегетативного размножения.

Луковицы III типа характерны для растений, приуроченных главным образом к аридным районам с четко выраженной сезонностью климата. Подобные луковицы имеют южноафриканские представители *Lachenalia*, *Polyxena*, *Neobakeria* и др. Их луковицы небольшие, малочешуйные. Нередко чешуи срастаются и образуют единую чешую. Луковицы этих растений возобновляются ежегодно. Придаточные корни однолетние неветвящиеся. В строении сеянцев преобладают признаки, характерные для сеянцев луковичных растений аридных местообитаний.

Таким образом, выявлены особенности строения и формирования подземных органов представителей трибы *Scilleae* семейства *Liliaceae* и отмечена приуроченность определенных типов их строения к различным растительным зонам и экологическим условиям — от влажных тропиков до районов, где сезонность климата выражена в различной степени.

ЛИТЕРАТУРА

А р т ю ш е н к о З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — А х в е р д о в А. А. (1956). Биология декоративных геофитов Армении. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, 15. — В а л ь т е р Г. (1974). Растительность земного шара, II. — В у л ь ф Е. В. (1944). Историческая география растений (история флор земного шара). — Г о н ч а-

р о в а Е. В., И. Л. К р ы л о в а. (1967). Анатомо-морфологическая характеристика некоторых птицемлечников в связи с систематикой рода. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 2. — С е р е б р я к о в И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Х о х р я к о в А. П. (1975). Соматическая эволюция однодольных. — B e w s J. W. (1925). Plant forms and their evolution in South Africa. — G r a h a m R., L. S t e w a r t. (1927). Vegetative propagation of *Ornithogalum* and *Drimia.* Transact. a. Proceed. Bot. Soc. Edinburgh, 29. — H u t c h i n s o n J., J. M. D a l z i e l. (1963). Flora of West tropical Africa, II. — J e s s o p I. P. (1970). Studies in the bulbous *Liliaceae*: 1. *Scilla*, *Schizocarpus* and *Ledebouria.* J. South African Bot., 36, 4. — J e s s o p I. P. (1972). Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa: 2. *Drimiopsis* and *Resnova.* J. South African Bot., 38, 3. — M a r l o t h R. (1915). The Flora of South Africa, IV. — M e r w e van der F. L. (1942). The flowering plants of South Africa, XXII. — M e r v e v a n der F. L. (1945—1946). The flowering plants of South Africa. XXV. — P h i l l i p s E. P. (1951). The genera of South African Flowering Plants. — S c h l i t t e r J. (1955). Vorläufige Mitteilungen über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten bei den Monocotyledonen. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich, 100. — T h i s e l t o n - D y e r W. T. (1898). Flora of Tropical Africa, VII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 VI 1976.

SUMMARY

The study of the structure and formation of representatives of the genera *Ledebouria*, *Drimiopsis*, *Ornithogalum*, *Eucomis*, *Veltheimia*, *Bowiea*, *Dipcadi*, *Lachenalia* and *Neobakeria* found in different types of vegetation has been carried out. Among the plants studied a group of rhizome-bulbous plants was isolated and their formation in ontogenesis was traced. The diversity of bulb structure made it possible to isolate three main types among them. The correspondence of plants with definite bulb structure type and different rhizome-bulbous plants to certain ecological conditions is marked. This connection is revealed already on early stages of plants development.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 019.941 : 51 : 58.02 : 581.524.4

Б. М. Миркин, Д. Н. Карпов, О. А. Максимова

ОЦЕНКА СРЕДЫ ПО РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГРУППОВЫХ ИНДЕКСОВ

B. M. MIRKIN, D. N. KARPOV, O. A. MAXIMOVA. EVALUATION OF ENVIRONMENTAL FACTORS USING VEGETATION SPECIES GROUP INDICES

Описан статистический метод оценки среды по растительности, который может быть реализован с помощью ЭВМ или без нее. В качестве априорной информации используются результаты анализа распределения видов по фактору индикации, которые проебразуются в групповые индексы — количественные показатели оценки участия разных индикационных групп в строении конкретных фитоценозов. Метод позволяет различать ограниченное число градаций среды, что авторы считают вполне закономерным и соответствующим стохастической природе связи растительность—среда.

Геоботаническая индикация представляет собой одно из наиболее развитых и перспективных направлений современной фитоценологии. В советской геоботанике фитоиндикационные исследования очень популярны (Викторов и др., 1962; Виноградов, 1964; Викторов, 1973, 1974). Последнее совещание, проходившее в 1967 г. в Ленинграде, и изданные материалы этого совещания (Теоретические вопросы фитоиндикации, 1971) показали, что ныне наметилось некоторое несоответствие между глубокой теоретической проработкой принципов индикационной геоботаники и уровнем методов. В. И. Василевич (1970) совершенно правильно подчеркнул: «как ни странно, но задачи фитоиндикации, вероятностные по своей природе, до сих пор решаются в основном без использования каких-либо статистических методов» (стр. 141). Нами также неоднократно указывалось на целесообразность разработки специального статистического аппарата оценки среды по растительности (Миркин, 1972). В этой статье описан достаточно строгий статистический метод оценки среды по растительности и показаны результаты его применения на материале, собранном в условиях Башкирии и Монгольской Народной Республики.

Теоретические посылки и общая схема метода

Теоретической основой индикационного подхода С. В. Викторова является вывод о крайне ограниченных возможностях оценки среды по растительности на основании отдельных растений-индикаторов. В качестве индикаторов в школе Викторова предлагается использовать целые ассоциации, т. е. наблюдаемые в природе более или менее отличимые друг от друга комбинации видов. Однако практическая реализация этой теоретической посылки осложняется рядом обстоятельств:

1) далеко не во всякой растительности легко выделяются ассоциации;

2) ассоциация обладает известным варьированием признаков, что сопряжено с варьированием условий среды;

3) для статистического обоснования связи растительной ассоциации с факторами среды нужно располагать очень большим числом описаний каждой ассоциации (не менее 50—100). Если индикаторных ассоциаций несколько, затраты труда резко возрастают. Поэтому значительно удобнее

сочетать подходы С. В. Викторова и Л. Г. Раменского (1938) и, выявив индикаторные возможности каждого вида, в дальнейшем оценивать в каждом сообществе среду по их индивидуальному сочетанию. При таком подходе, кроме того, появляется возможность выбраковать большое число видов-эвритопов, являющихся «индикаторным балластом».

Из опубликованных методик подобного рода мы можем отметить лишь 4 варианта техники Джеглама (Jeglum, 1971). Однако эта методика не строга в отношении статистики и может быть использована только при оценке сильных ведущих факторов среды (см. Карпов, Миркин, 1973).

Описанная в данной статье техника является последним вариантом применения метода групповых индикационных индексов (Миркин и др., 1968; Миркин, 1970; Карпов, Миркин, 1971; Карпов, 1973; Миркин, Карпов, 1974). В ранее опубликованную методику внесены существенные изменения. Использован опыт геоботанической индикации с применением подходов теории распознавания образов (Розенберг, 1972, 1975; Розенберг и др., 1972). Схема метода выглядит так: 1) выделение индикаторных групп видов, 2) выведение синтетических формул-образов для каждого класса «обучения» среды,[1] 3) пробное тестирование и укрупнение классов обучения до классов распознавания, 4) экзамен.

Описанный в статье метод был апробирован на 5 объектах, каждый из которых представлял параллельную репрезентативную выборку учетов растительности и среды:

1) 500 описаний площадок размером 2×2 м растительных сообществ солончаковатых лугов и определений плотного остатка в слое 0—15 см поймы р. Дёмы (Предуралье Башкирии);

2) то же в пойме р. Таналык (Зауралье, 400 описаний);[2]

3—5) 160 описаний растительности на площадках 10×10 м и учетов гумусированности, скелетности и pH почвенного слоя 0—10 см в горных луговых степях и северном варианте сухих степей на северо-восточном Хангае (МНР).

При описании растительности применялся упрощенный проективный учет по пятибальной шкале (0—5% — 1, 6—15 — 2, 16—25 — 3, 26—50 — 4, свыше 50 — 5). Это дало возможность для некоторых видов сместить границы присутствия и отсутствия до 5 или 15%, тем самым сузить их экологическую амплитуду и повысить индикаторную информативность. Для оценки засоления использовался плотный остаток. Скелетность оценивалась долей хряща в почве, гумус — в процентах, pH определялся в водной вытяжке с использованием потенциометра.

1. Выделение индикаторных групп видов

Как уже отмечалось, далеко не все виды, попадающие в выборку описаний, представляют индикационную ценность, поэтому прежде чем выделять индикационные группы видов необходимо выбраковать эвритопы, являющиеся «индикаторным балластом». Для этой цели можно воспользоваться однофакторным дисперсионным анализом или критерием Пирсона $\varkappa^2$. Для доминантов параллельно проводится оценка распределения по фактору среды для случаев их встречи только с покрытием выше 5%, и если вид особенно массов, — свыше 15%. Для видов, встречаемость которых в разных классах достоверно сопряжена с фактором индикации, рассчитываются средневзвешенная напряженность фактора и его дисперсия. Расчет средневзвешенной напряженности ведется с использованием частот, откорректированных поправкой i, которая элиминирует различную представленность в выборке разных классов градиента. В противном случае преобладающие по площади (а потому и по их доле в вы-

---

[1] Используется терминология, обычно применяемая при описании методов распознавания образов.

[2] На 30 модельных образцах был определен ионный состав водной вытяжки. В пойме р. Дёмы засоление сульфатное, в пойме р. Таналык — хлоридно-сульфатное.

борке) классы среды будут «затягивать» среднее и оно не будет соответствовать экологическому центру вида в пределах изученного отрезка градиента. Расчет теоретических частот ведется по формуле (Миркин, 1970, 1971)

$$f' = \frac{nfi}{\sum fi},$$

где f' — частота встречи вида с поправкой; f — частота встречи вида в классе градиента без поправки; i — поправка на вероятность класса, определяемая отношением максимальной частоты класса к частоте данного класса; n — общее число встреч вида.

Более подробно техника расчета средневзвешенной напряженности фактора описана в цитированной работе. Заметим лишь, что величина средневзвешенного приближается к моде в том случае, если распределение вида полностью охвачено экологическим диапазоном выборки. В тех случаях, когда диапазон охватывает лишь часть распределения вида, средневзвешенная смещена по отношению к моде. Однако эта локальность величины средневзвешенной не влияет на результаты оценки среды, так как оценивается также локальный диапазон фактора. Одновременно со средневзвешенным рассчитывается дисперсия. Для доминантов расчет средневзвешенного и дисперсии проводится также и при смещении границ присутствия/отсутствия.

После выполнения расчета средневзвешенного и дисперсии можно приступить к выделению индикационных групп и оценке информативности видов. Число индикационных групп устанавливаем эвристически, оценивая фитоценотический диапазон выборки. Специальные методические тесты оценки среды по трем и по пяти классам (их подробные результаты мы не приводим в этом сообщении ввиду его ограниченного объема) показали, что эффективность оценки при увеличении числа групп возрастает незначительно и для распознавания 4—5 классов среды вполне достаточно 3 групп.

ТАБЛИЦА 1

Индикационные решетки для выделения групп видов по величине средневзвешенного $\bar{x}$ и оценке информативности видов дисперсией σ^2 (римские цифры — номера групп видов, арабские — число голосов)

А. Оценка засоления почв в пойме р. Таналык (%)

$\bar{x}$	σ^2		
	≤0.26	0.27—0.51	>0.51
≤0.76	I — 3	I — 2	I — 1
0.77—1.23	II — 3	II — 2	II — 1
>1.23	III — 3	III — 3	III — 1

Б. Оценка гумусированности почв северо-восточного Хангая (%)

$\bar{x}$	σ^2		
	≤3.53	3.54—6.66	>6.66
≤4.5	I — 3	I — 2	I — 1
4.6—7.0	II — 3	II — 2	II — 1
>7.0	III — 3	III — 2	III — 1

Для выделения групп разность между максимальным и минимальным значениями средневзвешенного мы делим на 3 и разбиваем по величине средневзвешенного все виды на 3 группы соответственно трем полученным классовым интервалам. Аналогично поступаем с дисперсией, и виды соответственно получают 1, 2, 3 голоса (чем меньше дисперсия, тем вид информативнее). В результате разбиения на классы значения средневзвешенного и дисперсии мы получаем индикационную решетку, пример которой приведен в табл. 1.

ТАБЛИЦА 2

Виды-индикаторы для оценки засоления почв по растительности поймы р. Таналык [3]

Вид	Средневзвешенное значение засоления	Дисперсия	Число голосов
I группа			
Agropyron pectiniforme	0.30	0.02	3
Arenaria longifolia	0.81	0.05	3
Phlomis tuberosa	0.32	0.04	3
Salvia stepposa	0.32	0.03	3
Galium verum	0.34	0.06	3
Festuca sulcata [4]	0.43	0.16	3
Silene baschkirorum	0.46	0.07	3
Pedicularis kaufmannii	0.59	0.31	2
Artemisia dracunculus	0.59	0.27	2
Poa angustifolia	0.76	0.30	2
Максимально возможная сумма голосов			27
II группа			
Bromus inermis	0.79	0.41	2
Koeleria delavignei	0.98	0.46	2
Tulipa biebersteiniana	0.86	0.36	2
Plantago salsa	1.00	0.18	3
Alopecurus ventricosus	1.01	0.22	3
Cirsium esculentum	1.03	0.26	3
Thalictrum minus	1.04	0.15	3
Peucedanum lubimenkoanum	1.07	0.74	1
Geranium pusillum	1.17	0.28	2
Максимально возможная сумма голосов			21
III группа			
Agropyron ramosum	1.24	0.33	2
Hordeum brevisubulatum	1.32	0.37	2
Plantago maxima	1.33	0.23	3
Juncus gerardii	1.40	0.35	2
Atriplex verrucifera	1.46	0.27	2
Artemisia austriaca	1.53	0.45	2
Limonium gmelinii	1.65	0.48	2
Festuca pseudovina	1.70	0.34	2
Максимально возможная сумма голосов			17

[3] Названия растений даны по «Определителю растений Башкирской АССР» (1966).

[4] Граница присутствия/отсутствия смещена с 0 до 15%.

ТАБЛИЦА 3

Виды-индикаторы для оценки гумусированности почв по растительности в условиях северо-восточного Хангая

Вид	Средневзвешенное значение гумусированности	Дисперсия	Число голосов
I группа			
Caragana microphylla	1.96	1.48	3
Astragalus adsurgens	2.0	3.14	3
Trigonella ruthenica	2.41	0.66	3
Cleistogenes squarrosa	2.85	1.63	3
Poa attenuata	2.87	1.01	3
Potentilla bifurca	2.98	2.25	3
Agropyron cristatum	3.01	2.13	3
Artemisia frigida	3.14	2.58	3
Cymbaria dahurica	3.31	4.86	2
Potentilla acaulis	3.34	3.72	2
Linum baicalense	3.34	2.94	3
Goniolimon speciosum	3.42	2.31	3
Caragana stenophylla	3.46	3.78	2
Dianthus versicolor	3.52	3.85	2
Eritrichium rupestre	3.88	3.99	2
Sibbaldianthe adpressa	4.28	6.99	1
Rheum undulatum	4.32	7.78	1
Максимально возможная сумма голосов			42
II группа			
Dontostemon integrifolius	4.57	10.01	1
Serratula marginata	4.78	8.80	1
Scabiosa comosa	4.84	4.75	2
Stipa sibirica	4.91	3.79	2
Rhaponticum uniflorum	5.15	5.57	2
Bupleurum bicaule	5.15	7.32	1
Scutellaria scordiifolia	5.45	3.56	2
Schizonepeta multifida	5.56	7.74	1
Oxytropis microphylla	5.56	6.12	2
Stipa baicalensis	5.73	3.85	2
Senecio campester	6.00	0.82	3
Stellera chamaejasme	6.11	4.22	2
Rumex thyrsiflorus	6.38	2.17	3
Dasiphora fruticosa	6.44	3.51	3
Valeriana officinalis	6.45	1.20	3
Carum carvi	6.48	3.8	2
Максимально возможная сумма голосов			32
III группа			
Lilium pumilum	6.74	4.49	2
Trifolium lupinaster	6.97	4.43	2
Thalictrum minus	7.06	1.46	3
Trisetum sibiricum	7.41	1.67	3
Sanguisorba officinalis	7.43	4.48	2
Phlomis tuberosa	7.48	4.72	2
Draba subamplexicaulis	7.62	6.72	1
Scorzonera radiata	7.67	4.10	2
Allium lineare	7.79	6.19	2
Polygonum alopecuroides	8.40	3.85	2
Geranium pseudosibiricum	8.55	1.07	3
Bromus korotkyi	10.0	3.28	3
Максимально возможная сумма голосов			27

Табл. 2 и 3 представляют пример таблиц индикаторных видов. Составлением их завершается первый подготовительный этап для оценки среды по растительности.

2. Выведение синтетических формул-образов для каждого класса обучения

Групповые индексы выражают степень участия группы в составе сообщества и рассчитываются по формуле

$$\text{ГИ} = \frac{\sum a}{\sum A},$$

где a — сумма голосов по данной группе в описании, A — максимально возможная сумма голосов в случае встречи всех видов группы в одном сообществе.

Групповые индексы позволяют элиминировать размеры индикационных групп; в противном случае группы с большим числом видов всегда имели бы большую вероятность преобладания.

ТАБЛИЦА 4

Список индикаторных видов в сообществе солончаковатого луга поймы р. Таналык (описание 416, фактическое значение засоления почвы в слое 0—15 см —0.3%)

Вид	Индикационная группа	Число голосов
Poa angustifolia	I	2
Koeleria delavignei	I	2
Festuca sulcata	I	3
Bromus inermis	I	2
Agropyron ramosum	III	2
A. pectiniforme	I	3
Peucedanum lubimenkoanum	II	1
Limonium gmelinii	III	2
Artemisia austriaca	III	2
A. dracunculus	I	2
Phlomis tuberosa	I	3
Arenaria longifolia	I	3
Plantago maxima	II	3

ТАБЛИЦА 5

Выведение аналитической формулы групповых индексов на примере описания 416

Индикационная группа	Сумма голосов по группе	Максимально возможная сумма голосов группы	Аналитическая формула групповых индексов
I	20	27	0.74
II	4	21	0.19
III	6	17	0.35

В результате для каждого описания может быть получена аналитическая формула — набор групповых индексов. Пример получения формулы приведен в табл. 4 и 5.

Далее мы пользуемся тем вариантом подходов теории распознавания образов, который носит название «с учителем». В этом случае распознающей системе (ЭВМ, человек) сообщается некоторая априорная информация для характеристики каждого класса распознавания явлений. В данном случае необходимо получить какие-то усредненные оценки растительности для почв с разным уровнем засоления. Поскольку интервалы этих классов мы задаем эвристически, их нужно назвать «классами обучения».

Для каждого класса обучения выводятся синтетические формулы-образы путем усреднения аналитических формул по 10—20 описаниям. Класс обучения должен быть более дробным, чем класс распознавания. В принципе можно использовать сколь угодно дробные классы обучения, однако здесь геоботаник может также руководствоваться опытом. Так, при оценке засоления почвы, если ее ионный состав не очень неблагоприятный и характеризуется господством сульфатов, достаточно использовать интервал классов обучения 0.5% плотного остатка, но если засоление злостное — хлоридное, карбонатное или содовое, классы обучения должны иметь шаг не более, чем 0.2—0.3%. Излишняя дробность классов обучения может лишь несколько удлинить работу, но ни в коей мере не повлиять на точность результата, а излишне крупные классы обучения могут ухудшить его, поэтому при отсутствии предварительных представлений о масштабе восприятия растительностью фактора среды лучше пользоваться возможно более дробными классами обучения. В табл. 6 и 7 показаны результаты выведения синтетических формул-образов для классов обучения при оценке по растительности засоления и гумусированности. Средние баллы получены путем обработки аналитических образов на ЭВМ с использованием программы однофакторного дисперсионного анализа; это позволяет определить долю факториального варьирования, порожденного различиями значений групповых индексов в классах обучения.

ТАБЛИЦА 6

Синтетические формулы для оценки по растительности засоления почв поймы р. Таналык

($\nu_1 = 4$, $\nu_2 = 96$; $F = 2.5$, 3.5, 5.0)

Классы обучения (аналитические классы)	I	II	III
0—0.5	0.40	0.19	0.13
0.51—1.0	0.13	0.36	0.33
1.01—1.5	0.08	0.25	0.40
1.51—2.0	0.03	0.09	0.39
>2.0	0.01	0.06	0.37
η^2	0.59	0.39	0.30
F	34.99	14.95	10.37

ТАБЛИЦА 7

Синтетические формулы для оценки по растительности гумусированности почв северо-восточного Хангая

Классы обучения (аналитические классы)	I	II	III
1.25—2.25	0.42	0.17	0
2.26—3.25	0.28	0.19	0.02
3.26—4.25	0.15	0.34	0.08
4.26—5.25	0.11	0.35	0.12
>5.25	0.05	0.46	0.24
η^2	0.52	0.34	0.30
F	22.98	11.23	9.14

3. Пробное тестирование

После получения синтетических формул для классов обучения проводится пробное тестирование.

Для каждого описания, использованного в качестве теста, выбирается наиболее близкая синтетическая формула и на этом основании дается оценка его приуроченности к тому или иному классу обучения. Сравнение аналитических и синтетических формул ведется с использованием евклидовой дистанции

$$r = \sqrt{\sum (a_1 - a_2)^2},$$

где a_1 — элемент аналитической, a_2 — синтетической формулы.

Практически нет необходимости извлекать квадратный корень, и можно оперировать квадратами расстояний. Если расчеты ведутся вручную, как правило, сразу можно заметить две-три синтетические формулы, к которым близка аналитическая, и потому объем вычислений может быть резко сокращен.

Для описания 416, приведенного в табл. 5, квадраты расстояний r^2 от синтетических формул-образов классов обучения составляют соответственно — 0.30, 0.56, 0.61, 0.66, 0.68. Нетрудно видеть, что по правилу близости (по наименьшей дистанции) мы должны отнести это описание к классу 1. В табл. 8 и 9 показаны результаты пробного тестирования для двух уже упоминавшихся выборок.

Результаты пробного тестирования показывают, что в силу дробности (нами уже отмечалось, что классы обучения должны быть заведомо у́же по интервалу, чем классы распознавания) не все классы обучения могут быть достоверно опознаны с вероятностью выше 50%, т. е. число угадыва-

ТАБЛИЦА 8

Результаты пробного тестирования оценки засоления почв по растительности в условиях солончаковатых лугов пойм рек Зауралья

№ п/п	Классы обучения	Количество описаний	Количество правильных оценок (абсолютное значение)	Количество правильных оценок, %	Ошибки (в классовых интервалах)			
					занижение		завышение	
					−1	−2	+1	+2
1	0—0.5	20	17	85	—	—	2	1
2	0.51—1.0	20	13	65	1	—	5	1
3	1.01—1.5	20	5	25	5	1	9	0
4	1.51—2.0	20	9	45	3	1	8	—
5	>2.0	20	11	55	8	1	—	—

ТАБЛИЦА 9

Результаты пробного тестирования оценки гумусированности почв по растительности в условиях северо-восточного Хангая

№ п/п	Классы обучения	Количество описаний	Количество правильных оценок (абсолютные значения)	Количество правильных оценок, %	Ошибки (в классовых интервалах)			
					занижение		завышение	
					−1	−2	+1	+2
1	1.25—2.25	20	14	70	—	—	4	2
2	2.26—3.25	20	10	50	7	—	1	1
3	3.26—4.25	20	4	20	6	1	4	5
4	4.26—5.25	14	1	7	2	4	6	—
5	>5.25	17	11	64	2	2	—	—

ний может оказываться ниже, чем число ошибок. Так, при оценке засоления число ошибок превысило число правильных оценок в классах 3 и 4, а при оценке гумусированности — в классах 2, 3 и 4. Путем объединения классов обучения в классы распознавания мы приходим к такой ситуации, когда для любого класса вероятность получить правильную оценку превысит вероятность допустить ошибку.

Эта операция выполняется путем анализа структуры ошибок и установления родственных классов, оценки которых перекрываются. Так, в случае табл. 8 нетрудно видеть, что родственными классами являются 3, 4 и 5; 9 оценок класса 3 ошибочно попали в класс 4, 8 оценок класса 4 — в класс 5, 6 оценок класса 5 — в класс 4 и по 2 оценки классов 4 и 5 также смещены на один класс. При объединении этих трех классов сумма правильных оценок составит 52 (85%). Объединение классов проводится до тех пор, пока вероятность опознания в каждом классе не превысит 50%. Понятно, что после этого дальнейшее укрупнение классов будет все более повышать достоверность оценок, так как при одном классе она равна 100%. Вопрос соотношения числа классов и достоверности правильной оценки относится к разряду задач на оптимальность и может быть предметом специального обсуждения (Розенберг, 1976).

В табл. 9 таким же образом устанавливаем родственность класса 2 классу 1, классов 3 и 4 — классу 5. Таким образом, мы делаем заключение, что при оценке засоления в пойме р. Таналык можно распознать 3 класса среды, а при оценке гумусированности — только 2. Для трех других случаев, которые подробно не рассматриваются в статье, укрупнение классов дало следующие результаты: для фактора засоления в поймах Предуралья выделено 4 класса (0—0.5, 0.51—1.5, 1.51—2.5, свыше 2.5% плотного остатка), для скелетности — 2 (выше и ниже 30%), для pH — 3 (5.7—6.9, 6.91—7.3 и свыше 7.3).

После объединения классов обучения в классы распознавания выводятся синтетические формулы классов распознавания.

4. Экзамен

После укрупнения классов обучения в классы распознавания и исключения групп, которые характеризовались недостоверным значением η^2, формулы-образы для оценки засоления и гумусированности приобретают следующий вид (табл. 10 и 11).

ТАБЛИЦА 10

Формулы-образы для оценки по растительности засоления почв пойм рек Зауралья

Классы распознавания	I	II	III
0—0.5	0.40	0.19	0.13
0.51—1.0	0.13	0.36	0.33
>1.0	0.04	0.13	0.39

Результаты оценки среды по растительности для 5 выборок показаны в табл. 12.

Нетрудно видеть, что в целом метод позволяет различать по растительности градации среды с достаточно высокой достоверностью, хотя количество различаемых градаций оказывается невысоким. Следует согласиться с В. И. Василевичем (1972 : 44), который пишет: «конечно, дальнейшие усовершенствования методики могут улучшить разрешающую способность фитоиндикации. Но многого в этом направлении и нельзя ожидать, учитывая, что даже стенотопные виды имеют немалую

ТАБЛИЦА 11

Формулы-образы для оценки по растительности гумусированности почв северо-восточного Хангая

Классы распознавания	I	II	III
1.25—4.25	0.28	0.23	0.03
>4.25	0.08	0.35	0.18

ТАБЛИЦА 12

Результаты оценки среды по растительности для 5 выборок

Выборки	Количество испытаний	Достоверность индикации, %	Достоверность оценки отдельных классов			
			1	2	3	4
Засоление (Зауралье)	100	78.0	85	65	85	—
Засоление (Предуралье)	120	64.0	75	55	55	70
Гумусированность (Хангай)	91	72.0	80	64	—	—
рН (Хангай)	93	68.0	75	65	65	—
Скелетность (Хангай)	99	73.5	82	65	—	—

экологическую амплитуду и что влияние случайных факторов на растительность достаточно велико».

Исходя из возможности различать то или иное количество градаций фактора среды, следует решать вопрос о практических возможностях оценки среды по растительности. Из пяти рассмотренных примеров интерес для практики может представить только оценка по растительности засоления почв. Связь растительности с гумусированностью, рН и скелетностью в условиях Хангая столь стохастична, что в данном случае прямые учеты (для гумуса и скелетности — глазомерные) более оправданы. Следует учитывать также и то, что приведенные примеры оценки эдафических факторов горных степей Хангая имели чисто методическое значение. По всей вероятности, результат мог быть улучшен, если, как и при оценке засоления почв, пользоваться не стометровками, а площадками меньшего размера. В этом случае площадки были бы более гомогенными и по характеру растительности, и по среде.

Заключение

Предлагаемый метод уступает по уровню формализации и эффективности технике распознавания образов, которая была описана Г. С. Розенбергом (1972, 1974, 1975, 1976; Карпов, Розенберг, 1975). Однако его неоспоримым преимуществом является возможность после получения формул-образов вести оценку среды по растительности непосредственно в поле, без ЭВМ. Понятно, что на всех этапах обработки, которые предшествуют получению формул-образов, использование ЭВМ может значительно облегчить расчеты, но применительно к описанной задаче они могут быть выполнены также с использованием счетов и логарифмической линейки.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1970). Второе совещание «Применение количественных методов при изучении структуры растительности» (Тарту, 8—11 апреля, 1969). Бот. ж., 55, 1. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники. Ботаника, 1. Л. — Викторов С. В. (1973). Аэроландшафтная индикация последствий деятельности человека в пустынях. — Викторов С. В. (1974). Использование растительных индикаторов при поисках подземных вод и оценке почв в природных условиях. — Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. (1962). Введение

в индикационную геоботанику. — Виноградов Б. В. (1964). Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. — Карпов Д. Н. (1973). Опыт статистического анализа растительности солончаковатых лугов пойм рек Башкирии. Автореф. канд. дисс. Уфа. — Карпов Д. Н., Б. М. Миркин. (1971). Оценка засоления почвы по растительности с использованием принципа индекса групп. В кн.: Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уч. зап. Башкирск. гос. унив., 52, сер. биол. наук, 8. Уфа. — Карпов Д. Н., Б. М. Миркин. (1973). J. K. Jeglum. Plant indicators of pH and water lewel in peatlands at Candle Lake Saskatchewan. Canad. J., 49, 1971. [*Рец.*]. Бот. ж., 58, 8. — Карпов Д. Н., Г. С. Розенберг. (1975). Эксперимент по машинному распознаванию засоления пойменных почв Башкирского Зауралья и Предуралья по растительности. В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Миркин Б. М. (1969). Л. С. Родман. Вопросы изучения пойменных почв по растительности. Изв. ТСХА, вып. 1, 1967. [*Рец.*]. Бот. ж., 54, 2. — Миркин Б. М. (1970). Введение в количественный анализ растительности. — Миркин Б. М. (1971). Статистический анализ экоклинов. Бот. ж., 56, 12. — Миркин Б. М., Д. Н. Карпов. (1974). О новом варианте оценки среды с использованием принципа групповых индексов. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа. — Миркин Б. М., У. Ш. Сатыев, Л. П. Сиухин. (1968). Солончаковатые почвы и их связь с растительностью в условиях поймы реки Дёмы. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки. 2. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель. — Розенберг Г. С. (1972). Опыт приложения теории распознавания образов для определения засоления пойменных почв по растительности. В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Уфа. — Розенберг Г. С. (1975). К методике использования теории распознавания образов в фитоиндикационных исследованиях. В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Розенберг Г. С. (1976). Некоторые вопросы оптимизации распознавания среды по растительности. В кн.: Аспекты оптимизации количественных исследований. Уфа. — Розенберг Г. С., Б. М. Миркин, С. Ю. Рудерман. (1972). Опыт приложения теории распознавания образов для оценки засоления почв по растительности. Экология, 6. — Jeglum J. K. (1971). Plant indicators of pH and water lewel in peatlands at Candle Lake Saskatchewan. Canad. J., 49.

Башкирский государственный университет,
г. Уфа.

Получено 3 II 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 581.14 : 46 : 581.33.2 : 582.951.4

Л. И. Орел, М. А. Жакова

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТЕНОК ПЫЛЬНИКА И ДИМОРФИЗМ ТАПЕТУМА ТОМАТА *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. *(SOLANACEAE)*

L. I. ORYOL, M. A. ZHAKOVA. DIFFERENTIATION OF ANTHER'S WALLS AND DIMORPHISM OF TAPETUM OF TOMATO *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. (*SOLANACEAE*)

Выявлен диморфизм тапетума пыльников томатов. Клетки внутреннего тапетума, ограничивающие пыльцевое гнездо со стороны связника, дифференцируются из меристемы зачатка пыльника. Тапетум наружной стенки пыльцевого гнезда развивается из внутреннего клеточного слоя, образующегося в результате деления первичного париетального слоя. Клетки внутреннего тапетума дифференцируются значительно раньше клеток наружного тапетума, и поэтому к моменту завершения мейоза в микроспороцитах они достигают большой величины. Диморфизм, очевидно, связан с различными генезисом и длительностью существования наружного и внутреннего тапетума.

К настоящему времени подробно описаны мутанты томатов с пыльцевой стерильностью, определяемой ядерными и цитоплазматическими факторами (Rick, 1944, 1948, 1960, 1962, 1967; Rick, Butler, 1956; Andersen, 1963). Кроме того, известна группа мутантов томатов с измененной морфологией цветка. Разнообразные преобразования структуры андроцея и гинецея, препятствующие самоопылению, обусловливают бесплодие растений (Rick, Robinson, 1951; Rick, Butler, 1956; Sawhney, Greyson, 1969, 1973; Симонов, 1971). Функциональная мужская стерильность, также открытая у томатов, связана с потерей способности пыльников к раскрыванию и высыпанию пыльцы. Фертильная пыльца не выходит из пыльников, растения остаются бесплодными (Larson, Paur, 1948; Troničková, 1962).

Использование мутантов томатов с генной мужской стерильностью для производственного получения гибридных семян даже при ручном опылении материнских растений оказалось экономически оправданным, что связано с высоким гетерозисным эффектом у гибридов (Bullard, Stevenson, 1953; Haven, Stevenson, 1956; Hojby, 1961; Lona, 1965; Lapushner, Frankel, 1967; Брежнев, 1968; Шмальц, 1973, и др.).

В настоящее время отрабатываются селекционные схемы, основанные на использовании растений с мужской стерильностью в качестве материнских форм для производства гибридных семян (Даскалов и др., 1965; Троничкова, 1968; Брежнев, Симонов, 1971, 1972, 1973).

При селекционной работе возникает необходимость оценки уровня стерильности или фертильности пыльцы, полноты восстановления фертильности. Эти же вопросы, естественно, встают и при отборе стерильных растений из посевов. Для получения ответов на эти практически важные вопросы, как правило, проводится цитоэмбриологическое изучение пыльников. При постановке таких исследований основным является метод сравнения онтогенеза пыльцы, пыльников и гинецея контрольных (фертильных) и мутантных растений (Rick, 1948, 1962, 1967; Косова, 1971, 1973).

В процесс стерилизации пыльцы вовлечены почти все элементы пыльника: тапетум, эндотеций, паренхима. Однако при сравнении онтогенеза пыльников фертильных и стерильных по пыльце растений выявляется ряд нерешенных вопросов, касающихся развития пыльников с фертильной пыльцой. Например, неясно, в какой момент онтогенеза пыльника обнаруживается диморфизм тапетума, который связан с его различной морфологией в разных частях пыльцевого гнезда. Имеется обширная литература (Gates, Rees, 1921; Schnarf, 1927; Carlson, Stuart, 1936; Puri, 1941; Swaminathan, Howard, 1953; Turala, Urbanska-Worietkiewicz, 1964; Davis, 1966; Periasamy, Swamy, 1966; Кордюм, 1967; Эсау, 1969; Vijaraghavan, Ratnaparkhy, 1973) о диморфизме тапетума, т. е. о различиях в морфологии наружного тапетума, ограничивающего пыльцевое гнездо со стороны наружной стенки пыльника, и внутреннего тапетума, являющегося частью связника, а также об образовании последнего из меристематических клеток зачатка пыльника. М. Г. Оганесян (1975) описала различия в темпах развития и величине тапетальных клеток, расположенных с эпидермальной стороны и со стороны связника у томатов.

До конца не выяснена также структурная основа механизма вскрывания пыльников томатов. Этот вопрос должен быть рассмотрен особенно тщательно, так как функциональная мужская стерильность томатов связана, по-видимому, с морфологическими и функциональными изменениями эндотеция, который по общепринятому представлению является основным элементом механизма вскрывания пыльников

Настоящая работа — это начало ряда исследований по цитоэмбриологии томатов с генной мужской стерильностью. В ней рассматривается дифференциация стенки пыльника. Изучение ее проведено для выяснения процесса образования внутреннего тапетума и сравнения его с развитием наружного тапетума у фертильных по пыльце томатов. Ввиду наличия диморфизма тапетума в пыльцевом гнезде следует учитывать оба его типа при изучении стерилизации пыльцы и сопутствующих ей модификаций в онтогенезе элементов пыльника.

Материал и методика

Исследовались пыльники с фертильной пыльцой томата *Lycopersicon esculentum* Mill. (сорт Молдавский ранний). Бутоны и цветки на разных фазах развития фиксировали в смеси 96° спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Фиксированный материал заливали в парафин и резали на микротоме. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали гематоксилином по Эрлиху, а также реактивом Шиффа. Для выявления химического состава оболочек и фиброзных утолщений в клетках эндотеция проводилась реакция ШИК (Шифф-иодная кислота) (Дженсен, 1965). Подробно методы обработки материала были описаны ранее (Абрамова и др., 1974).

Результаты исследования

Развитие микроспорангия у томатов начинается с заложения тычиночного бугорка, под эпидермальным слоем которого образуется меристематическая ткань. Клетки субэпидермального слоя или первичного археспория, по терминологии Шнарфа (Schnarf, 1927),[1] при наблюдении в световом микроскопе не отличаются от клеток глубжележащих слоев (рис. 1, *1*). Однако к моменту завершения первых периклинальных делений в субэпидермальном слое, т. е. ко времени формирования вторичного археспория и первичного париетального слоя, со стороны будущего связника обнаруживается граничащий с вторичным археспорием слой меристематических клеток; в этих клетках деления отсутствуют и заложение тангентальных стенок не происходит (рис. 1, *2*). Данные клетки вытянуты в радиальном направлении. То, что эти клетки вступили на путь дифференциации, становится очевидным очень рано — к началу делений в клетках

[1] Терминологии Шнарфа мы будем придерживаться и в дальнейшем.

вторичного археспория и первичного париетального слоя. Для этих клеток характерны вакуолизация цитоплазмы и уменьшение отношения объема ядер к объему цитоплазмы (рис. 1, *3*). Кроме того, в клетках этого слоя происходят митотические деления без цитокинеза, в результате чего они становятся двуядерными (рис. 1, *4*). Это свидетельствует о том, что рассматриваемый слой является внутренним тапетумом. Образование двуядерных клеток тапетума по времени совпадает с формированием четырехслойной меристематической ткани, которая возникает в результате периклинальных делений клеток вторичного археспория и париетального слоя (рис. 1, *4*). Полиплоидизация клеток внутреннего тапетума, являясь одним из многочисленных проявлений клеточной дифференциации, свидетельствует об относительно раннем формировании этого клеточного слоя (рис. 1, *4—6*).

Клетки наружного тапетума по их местоположению можно выделить в тот момент, когда митотически делящиеся клетки вторичного археспория на поперечных срезах образуют 2—3 слоя (рис. 1, *4—6*; 2, *1*, *2*).

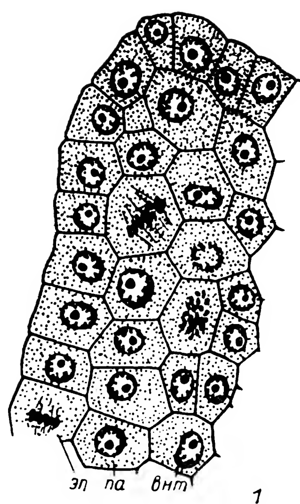
В наружный тапетум дифференцируется внутренний из двух слоев, возникших после деления клеток первичного париетального слоя. Наружный же слой в результате деления его клеток дает начало эндотецию и среднему слою. У томатов в клетках среднего слоя обычно происходит несколько периклинальных делений, вследствие чего в отдельных участках пыльника формируется от двух до четырех клеточных слоев (рис. 3, *1*). Во время профазы мейоза в микроспороцитах клетки и наружного и внутреннего слоев тапетума двуядерные, но они сильно различаются по величине (рис. 3, *1—3*). Ко времени окончания мейоза различия в морфологии клеток наружного и внутреннего слоев тапетума становятся менее значительными, так как клетки наружного слоя также увеличиваются. Однако клетки внутреннего тапетума до конца своего существования остаются более крупными и дегенерируют несколько позднее, чем клетки наружного тапетума. О существовании каких-то внутренних различий в степени дифференциации этих двух слоев тапетума свидетельствует, вероятно, и разница во времени наступления митозов с последующей задержкой цитокинеза (в результате чего образуются двуядерные клетки) и эндомитозов (уже в двуядерных клетках). В клетках внутреннего тапетума первый митоз с задержкой цитокинеза, приводящий к возникновению двуядерных клеток, завершается в основном ко времени формирования двух слоев вторичного археспория (рис. 1, *4*). Клетки наружного тапетума в это время еще остаются одноядерными. Эндомитозы в двуядерных клетках тапетума по времени обычно совпадают с лептонемой мейоза в микроспороцитах (рис. 3, *2*). В клетках наружного тапетума, образующихся значительно позднее клеток внутреннего тапетума, также позднее происходят митозы без цитокинеза, а затем и эндомитозы (в двуядерных клетках).

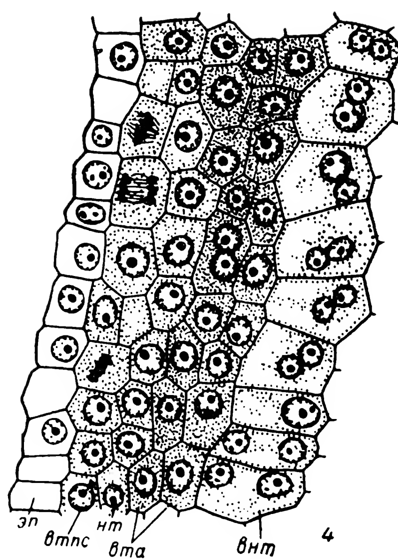
Признаки начала дегенерации тапетума в пыльниках с фертильной пыльцой обнаруживаются после окончания мейоза, когда тетрады микроспор уже сформированы. Дегенерация тапетума связана с дальнейшей вакуолизацией цитоплазмы и сморщиванием клеток (рис. 3, *4*). Ко времени формирования одноядерных микроспор объем цитоплазмы тапетальных клеток уменьшается, но они сохраняют еще свою индивидуальность (рис. 4, *1*). В фазе двуядерных микроспор тапетум полностью дегенерирует, в пыльнике обнаруживается бесформенный тяж его ткани с остатками ядер.

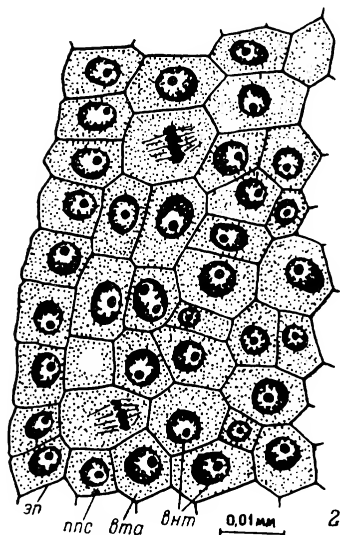
Рис. 1. Части продольных срезов пыльников *Lycopersicon esculentum* Mill. на последовательных фазах развития.

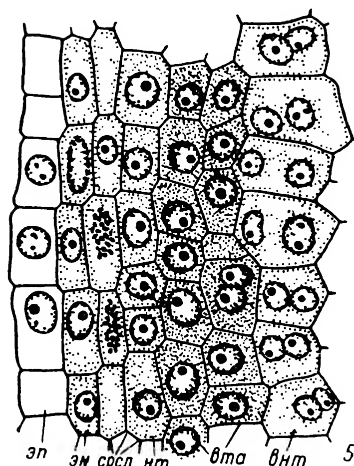
1 — деление клеток субэпидермального слоя; *2* — образование вторичного археспория и первичного париетального слоя, клетки внутреннего тапетума граничат со слоем вторичного археспория; *3* — митотические деления клеток вторичного археспория и первичного париетального слоя, начало дифференциации клеток внутреннего тапетума; *4* — двуслойный вторичный археспорий, сформировались наружный тапетум и вторичный париетальный слой, клетки внутреннего тапетума двуядерные; *5*, *6* — образование эндотеция и средних слоев.

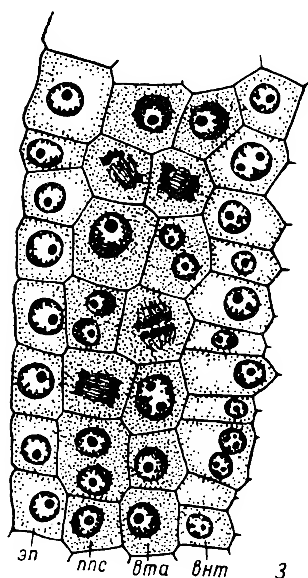
вта — вторичный археспорий, *втпс* — вторичный париетальный слой, *внт* — внутренний тапетум, *нт* — наружный тапетум, *па* — первичный археспорий, *ппс* — первичный париетальный слой, *ср сл* — средний слой, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидерма.

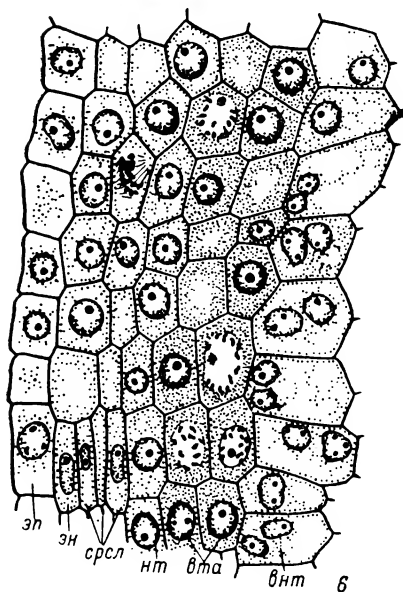

эп
па
внт
1


эп
втпс
нт
вта
внт
4


эп
ппс
вта
внт
0,01 мм
2


эп
эн
срсл
нт
вта
внт
5


эп
ппс
вта
внт
3


эп
эн
срсл
нт
вта
внт
6

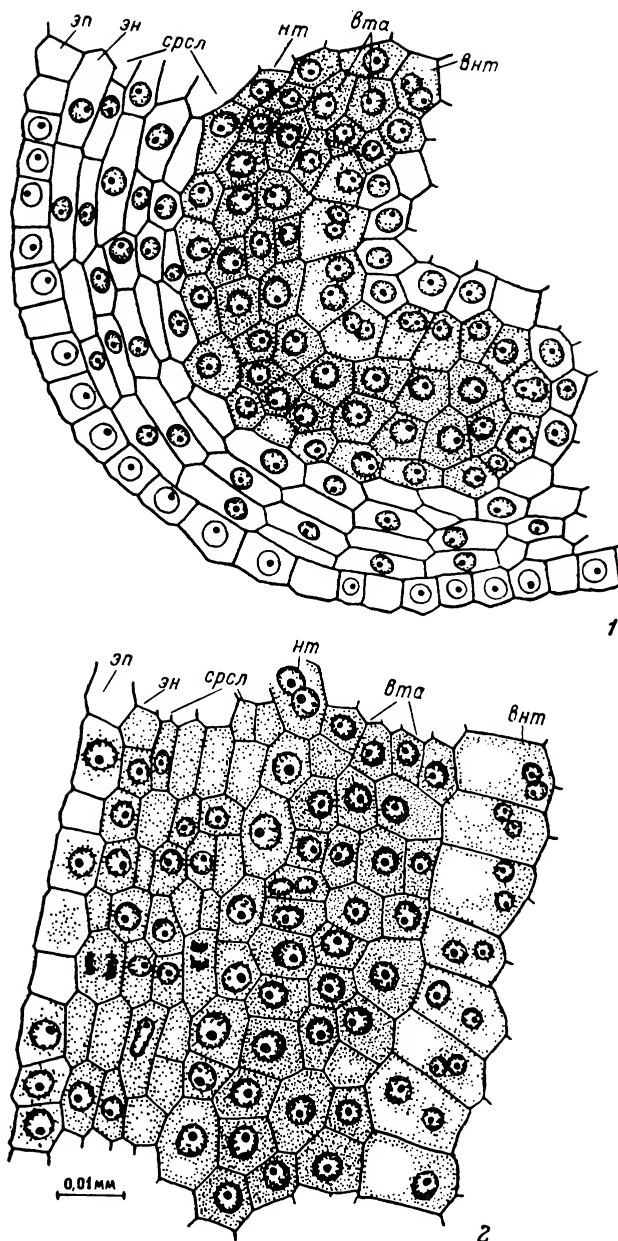


Рис. 2. Части поперечного (*1*) и продольного (*2*) срезов пыльников *Lycopersicon esculentum* Mill. во время, когда уже сформированы все слои стенки пыльника и вторичного археспория.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Между тапетумом и эндотецием в пыльнике томатов располагаются 3—4 средних слоя; в их клетках ядра обретают пикнотический вид, а цитоплазма сжимается. Рост этих клеток, вероятно, прекращается, и они сплющиваются под давлением растущих тканей пыльника. Эндотеций достигает полного развития ко времени вскрывания пыльника и высыпания из него зрелой пыльцы.

В отдельных участках пыльцевых гнезд томатов формируется двуслойный эндотеций. Два слоя возникают обычно в зоне развития фиброзных утолщений в пыльцевых гнездах, обращенных к столбику. Второй слой эндотеция образуется в результате периклинальных делений отдель-

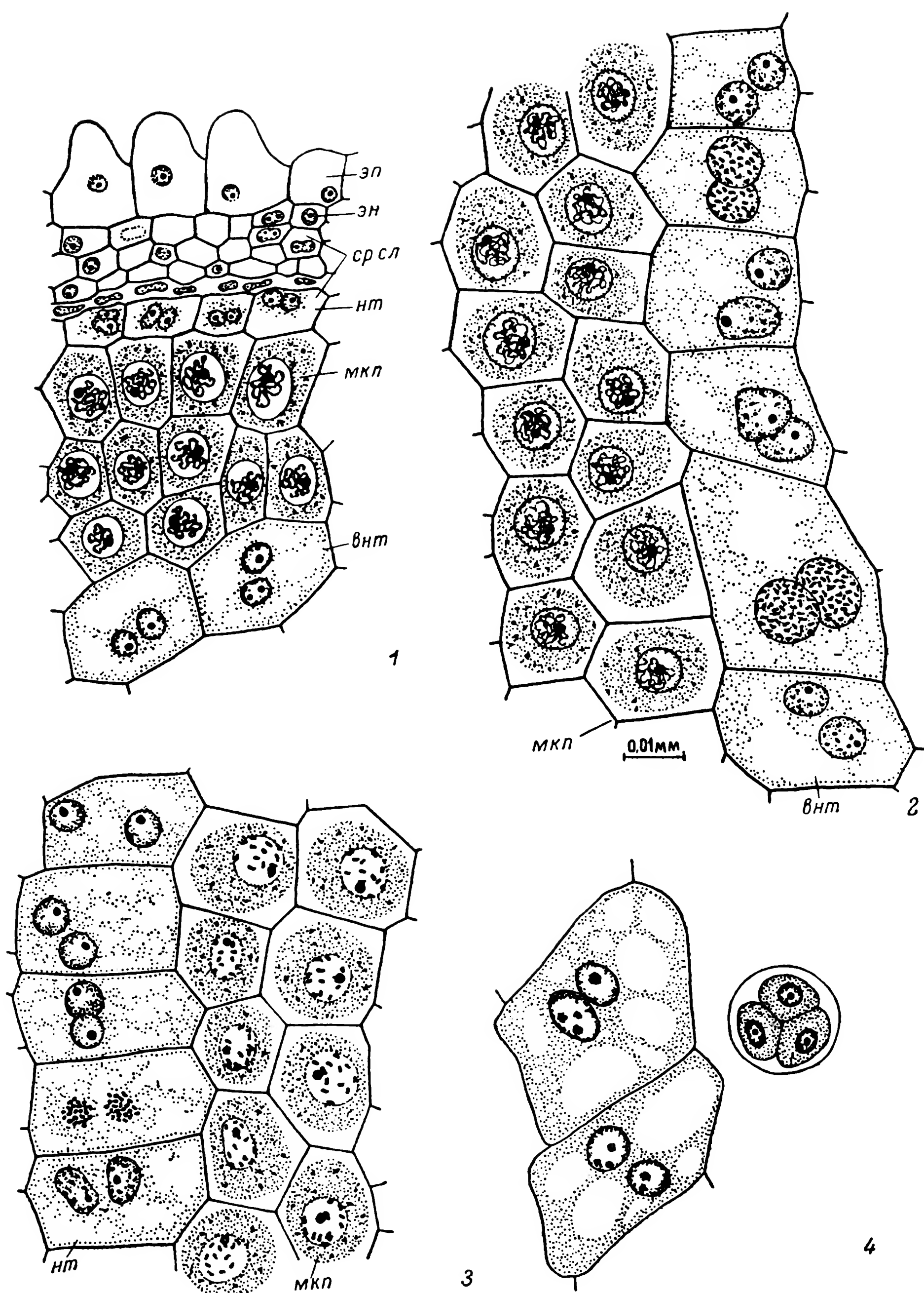


Рис. 3. Части продольных срезов пыльников *Lycopersicon esculentum* Mill. во время мейотического деления микроспороцитов, когда диморфизм тапетума наиболее ярко выражен (*1*), эндомитозы в ядрах внутреннего тапетума (*2*) и митоз без цитокинеза в клетках наружного тапетума (*3*), вакуолизация клеток наружного тапетума (*4*).

мкп — микроспороциты. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

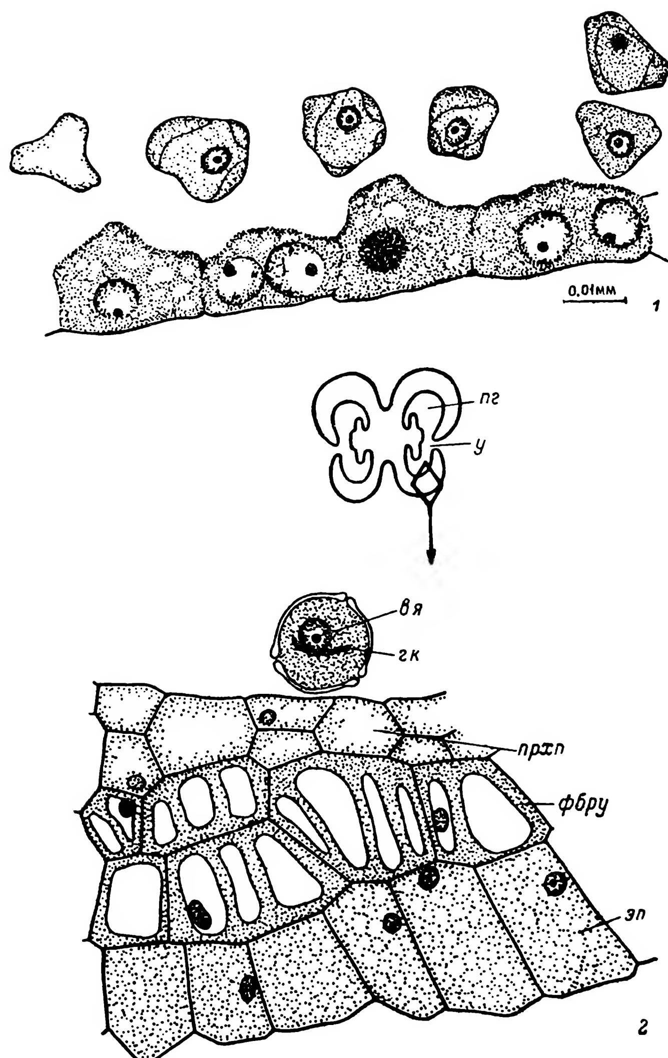


Рис. 4. Части продольных срезов пыльников *Lycopersicon esculentum* Mill. в период образования одноядерных пыльцевых зерен и дегенерации тапетума (*1*), а также во время окончательного формирования пыльника со зрелой пыльцой и полной дегенерацией тапетума (*2*). Образование фиброзных утолщений в клетках эндотеция.

вя — вегетативное ядро, *гк* — генеративная клетка, *пг* — пыльцевое гнездо, *прхп* — паренхима пыльника, *у* — устье, *фбру* — фиброзные утолщения, *эп* — эпидерма.

ных клеток эндотеция (рис. 2, *2*). Эти деления по времени совпадают с завершением образования всех клеточных слоев стенки пыльника. В небольшом участке зрелого пыльника оба слоя эндотеция имеют фиброзные утолщения (рис. 4, *2*).

Обсуждение

М. М. Лодкина и М. Ф. Данилова (1975) в результате электронномикроскопического исследования пыльника пшеницы выявили ярко выраженные признаки меристематичности первичного археспория, они проанализировали процесс развития слоев стенки пыльника и спорогенной ткани. На основе этих данных они предложили рассматривать археспорий как исходную популяцию меристематических клеток пыльцевого гнезда, как его инициальную меристему. Проведенное нами изучение образования слоя клеток, примыкающего с одной стороны к зачатку связника и с другой — к первичному археспорию, его развития в клетки тапетума (со свой-

ственной им полиплоидизацией) позволяют дополнить представление о меристемах, участвующих в формировании пыльцевого гнезда пыльников. Установлено, что меристематический слой, граничащий с первичным археспорием, дифференцируется во внутренний тапетум. Следовательно, у томатов субэпидермальный слой меристемы (первичный археспорий) дает начало наружной стенке пыльцевого гнезда и микроспороцитам, а слой меристематических клеток, граничащих с первичным археспорием, дифференцируясь в клетки внутреннего тапетума, ограничивает пыльцевое гнездо с внутренней стороны. Это свидетельствует о том, что развитие тапетума не исчерпывается формированием его из клеток, возникающих в результате клеточных делений первичного париетального слоя. В процессе развития пыльника наружный и внутренний тапетум смыкаются друг с другом. По формированию тапетума из париетального слоя развитие стенки пыльцевого гнезда томатов в соответствии с классификацией Т. Б. Батыгиной и др. (1963) может быть отнесено к типу пасленовых. Однако следует принять во внимание, что авторы этой классификации при определении типа развития рассматривали (как это теперь очевидно) не весь тапетум, а только наружный.

Сравнение строения пыльников на последовательных фазах развития (особенно просмотр препаратов в обратном порядке — от зрелых к молодым) показало, что меристематические клетки, примыкающие к первичному археспорию, являются клетками внутреннего тапетума, несмотря на то что на светооптическом уровне в них не обнаруживается каких-либо признаков дифференциации. Признаки дифференциации (увеличение объема клетки и вакуолизация) появляются в этих клетках ко времени образования вторичного археспория. Очевидно, что первичный и вторичный археспорий, т. е. весь комплекс меристематических клеток, преобразующийся впоследствии в микроспороциты, на всех фазах своего развития граничит с тапетумом — вначале только с внутренним, а затем с внутренним и наружным. Наружный тапетум в онтогенезе пыльника возникает значительно позже; тапетум, ограничивающий пыльцевое гнездо со стороны связника, является более старым. К тому времени, когда тапетум достигает оптимального развития и завершается мейоз в микроспороцитах, клетки внутреннего тапетума всегда крупнее и цитоплазма их значительно сильнее вакуолизирована, чем у наружного тапетума.

Магешвари (1954), приводя сведения о диморфизме тапетума в пределах пыльцевого гнезда у целого ряда растений, указывает, что трудно найти причину этих различий. На основании изучения развития пыльников томатов мы считаем, что, помимо различий в генезисе, диморфизм тапетума обусловлен разницей во времени от начала заложения до дегенерации клеток внутреннего и наружного тапетума; внутренний тапетум функционирует более продолжительное время.

Эндомитозы, происходящие обычно в обоих ядрах тапетальной клетки, увеличивают их плоидность от 2n до 4n, а иногда до 8n (Brown, 1949). Браун подчеркнул, что в тапетальных клетках томатов митозы происходят, когда ядра микроспороцитов находятся в фазе лептонемы. Но он не обращал специального внимания на диморфизм тапетума, поэтому мы полагаем, что его данные относятся только к наружному тапетуму. Наше исследование показало, что митотические деления ядер внутреннего тапетума проходят во время формирования в пыльнике вторичного археспория, когда клетки наружного тапетума еще не образовались. В отдельных клетках наружного тапетума митотические фигуры отмечены и во время профазы мейоза в микроспороцитах.

Анализ образования и дифференциации клеточных слоев пыльников томатов позволяет сделать вывод о наличии нескольких инициалей, дающих начало тканям пыльника. Эсау (1969) пишет: «Инициаль или инициальная клетка — это клетка, которая делится на две сестринские клетки, одна из которых остается в меристеме, а другая добавляется к меристематическим тканям, дифференцирующимся в конце концов в разнообразные ткани, характерные для растений». Таким образом, основным свойством

инициали является способность образовывать в результате деления две клетки с различной судьбой. Обладают ли этим характерным для инициалей свойством первичный археспорий и его производные? Для рассмотрения процессов образования и дифференциации стенки пыльника и пыльцевого мешка с целью выявления инициалей была составлена схема, представленная на рис. 5. Используя в этой схеме термин «дифференциация», мы имеем в виду только светооптический уровень. Как показатели степени дифференциации мы рассматривали рост клеток и вакуолизацию цитоплазмы, уменьшение ее плотности, а также структурные изменения клеток, связанные с их специализацией (полиплоидизация, появление фиброзных утолщений, начало мейоза).

Как показали наблюдения, в клетках первичного археспория томатов по мере роста лопасти пыльника происходят деления двух типов. Путем

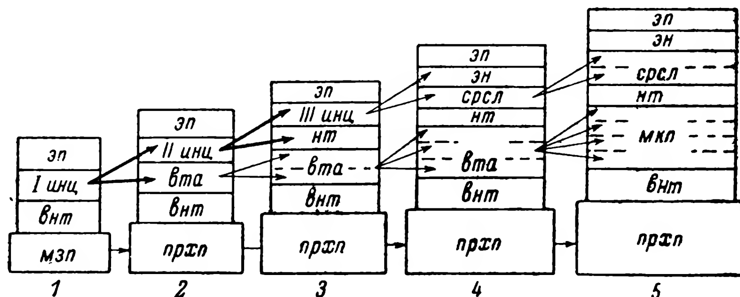


Рис. 5. Схема основных этапов дифференциации стенки пыльника *Lycopersicon esculentum* Mill.

1 — образование первичного археспория, *2* — дифференциация клеток внутреннего тапетума, *3* — дифференциация клеток наружного тапетума, *4* — клетки внутреннего тапетума двуядерные, *5* — клетки наружного тапетума двуядерные.
вта — вторичный археспорий, *внт* — внутренний тапетум, *мкп* — микроспороциты, *мзп* — меристема зачатка пыльника, *нт* — наружный тапетум, *прхп* — паренхима пыльника, *срсл* — средний слой, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидерма; *I инц*, *II инц*, *III инц* — 1-е, 2-е и 3-е инициали.

периклинальных делений первичный археспорий образует клетки, формирующие вторичный археспорий. В результате антиклинальных делений увеличивается число клеток сначала в первичном археспории, а затем и в париетальном слое, являющемся производным первого. Оба слоя имеют меристематический характер, и на светооптическом уровне различия между ними не обнаруживаются. Однако, зная различные пути дальнейшего развития вторичного археспория (его клетки после ряда делений становятся микроспороцитами) и первичного париетального слоя, который дает начало наружной стенке пыльника, клетки первичного археспория можно рассматривать как инициали этих сестринских слоев. Клетки первичного археспория и являются первыми инициалями в онтогенезе пыльника.

Первичный париетальный слой делится периклинально: он отделяет к центру клетки наружного тапетума (дифференциация их обнаруживается вскоре после делений) и в центробежном направлении — слой меристематических клеток, которые являются вторичным париетальным слоем. Следовательно, клетки первичного париетального слоя можно рассматривать также в качестве инициалей, обозначив их как инициали II.

Вторичный париетальный слой, делясь периклинально, дает начало эндотецию и клеточному слою, который, сохраняясь в меристематическом состоянии, претерпевает у томатов 2—3 деления, и только после этих делений 2—3 слоя клеток дифференцируются в средние слои. Следовательно, клетки вторичного париетального слоя можно рассматривать как третьи (III) и последние инициали в онтогенезе пыльника. При дальнейшем развитии пыльника все ткани претерпевают дальнейшую дифференциацию и специализацию, связанную с созреванием пыльцы и формированием механизма вскрывания пыльника. Детерминированность онтогенеза пыльника предопределяет полную дифференциацию его меристемы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., Л. И. Орел, И. Н. Орлова. (1974). Руководство по цитологической практике. II. Некоторые цитологические методики для селекционно-генетической практики. — Батыгина Т. Б., Э. С. Терёхин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Брежнев Д. Д. (1968). Гетерозис у овощных культур. В кн.: Гетерозис: теория и практика. Л. — Брежнев Д. Д., А. А. Симонов. (1971). Получение стерильных аналогов томатов. Докл. ВАСХНИЛ, 3. — Брежнев Д. Д., А. А. Симонов. (1972). К методу создания материнских функционально-стерильных линий томатов, пригодных для гибридизации. Докл. ВАСХНИЛ, 4. — Брежнев Д. Д., А. А. Симонов. (1973). Получение новых бестычинковых линий томатов, пригодных для гибридизации. Сельскохоз. биол., 8, 6. — Даскалов Х., М. Йорданов, Х. Георгиев, С. Даскалов. (1965). Использование мужской стерильности и других средств, облегчающих получение семян томатов. — Дженсен В. А. (1965). Ботаническая микротехника. — Кордюм Е.М. (1967). Цитоэмбриология семейства зонтичных. — Косова А. И. (1971). О развитии мужского гаметофита у фертильных и стерильных томатов. В кн.: Овощеводство на орошаемых землях, 2. Кишинев. — Косова А. И. (1973). Особенности митоза и мейоза у стерильных форм томатов. В кн.: Селекция и семеноводство овощных. Кишинев. — Лодкина М. М., М. Ф. Данилова. (1975). Ультраструктура пыльцевого мешка *Triticum aestivum* L. 'на ранних стадиях его развития. Бот. ж., 60, 1. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Оганесян М. Г. (1975). О тапетальном слое пыльников томата. Биол. ж. АН Арм. ССР, 28, 9. — Симонов А. А. (1971). Новый тип бестычинковости томатов. Сельскохоз. биол., 6, 5. — Троничкова Е. (1968). Использование мужской стерильности при гибридизации овощных культур в Чехословакии. В кн.: Гетерозис в овощеводстве. Л. — Шмальц Х. (1973). Селекция растений. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Andersen W. R. (1963). Cytoplasmic sterility in hybrids of *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennelii*. Tomato Genet. Cooper. Reports, 13. — Brown S. W. (1949). Endomitosis in the tapetum of tomato. Amer. J. Bot., 36, 10. — Bullard E. F., E. C. Stevenson. (1953). Production of hybrid tomato seed. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 61 : 451—458. — Carlson E. M., B. C. Stuart. (1936). Development of spores and gametophytes in certain New World species of *Salvia*. New Phytologist, 35, 1. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of Angiosperms. — Gates R. R., E. M. Rees. (1921). A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Ann. Bot., 16 : 123—148. — Haven L., E. C. Stevenson. (1956). The relationship of temperature, method of pollination and male sterility to the time requred for producing of hybrid tomato seed. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 67 : 355—360. — Hojby H. R. (1961). Production of hybrid tomato seed. Tomato Genet. Cooper. Reports, 11. — Lapushner D., R. Frankel. (1967). Practical aspects and the use of male sterility in the production of hybrid tomato seed. Euphytica, 16, 2. — Larson R. E., S. Paur. (1948). The discription and inheritance of a functionally sterile flower mutant in tomato and its probable value in hybrid tomato seed production. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 52 : 355—364. — Lona J. L. (1965). Additional expierence with the use of male sterile mutants in hybrid seed production. Tomato Genet. Cooper. Reports, 15. — Periasamy K. B., G. L. Swamy. (1966). The morphology of anther tapetum of Angiosperms. Current Sci., 8, 1—2. — Puri V. (1941). The life-history of *Moringa oleifera* Lam. J. Ind. Bot. Soc., 20, 5—6. — Rick C. M. (1944). A new male-sterile mutant in the tomato. Science, 99, 2583. — Rick C. M. (1948). Genetics and development of nine male-sterile tomato mutants. Hilgardia, 18, 17. — Rick C. M. (1960). New male-sterile mutants. Tomato Genet. Cooper. Reports, 10. — Rick C. M. (1962). New male-sterile mutants. Tomato Genet. Cooper. Reports, 12. — Rick C. M. (1967). Male-sterile mutants in var. VF-36. Tomato Genet. Cooper. Reports, 17. — Rick C. M., L. Butler. (1956). Cytogenetics of the tomato. Adv. Genet., 8. — Rick C. M., J. Robinson. (1951). Inherited defects of floral structure effecting fruitfulness in *Lycopersicon esculentum*. Amer. J. Bot., 38, 8. — Sawhney V. K., R. I. Greyson. (1969). External ovules associated with stamenless mutant. Tomato Genet. Cooper. Reports, 19. — Sawhney V. K., R. I. Greyson. (1973). Morphogenesis of stamenless-2 mutant in tomato. II. Modification of sex organs in the mutant and normal flower by plant gormons. Canad. J. Bot., 51, 12. — Schnarf K. (1927). Embriologie der Angiospermen. — Swaminathan M. C., H. W. Howard. (1953). The cytology and genetics of the potato (*Solanum tuberosum*) and related species. Bibliographia Genetica, 16. — Tročková E. (1962). Nový typ funkčni samči sterility rajčete. Vědecké Práce (Ústerědnigo Výzkumného Ústavu Rostlinné Výroby v Prace-Ruzyni), 6. — Turala K., K. Urbanska-Worietkiewicz. (1964). Cytological processes during the differentiation of the tapetum layer in *Solanum dulcamara* L. and *Solanum nigrum* L. Acta Biol. Cracov, Ser. Bot., 7, 2. — Vijaraghavan M. R., Sh. Ratnaparkhy. (1973). Dual origin and dimorphism of the anther tapetum in *Alectra thomsonii* Hook. Ann. Bot., 37, 150.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 6 II 1976.

УДК 576.312.37 : 635.965.284.7 : 582.572.2 (47)

Н. Д. Агапова

КАРИОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ *ORNITHOGALUM GUSSONEI* TEN. *(LILIACEAE)* С ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

N. D. AGAPOVA. THE CARYOTYPICAL ANALYSIS OF *ORNITHOGALUM GUSSONEI* TEN. (*LILIACEAE*) FROM THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

В результате кариологического исследования образцов *Ornithogalum gussonei* Ten., собранных на территории европейской части СССР, обнаружены различия в числе и морфологии хромосом. Описаны 3 кариотипа: 2n=16 (УССР: Харьков, РСФСР: Ставрополь, Тамань), 2n=32 (Крым: Планерское, Новый Свет), 2n=18 (Молд. ССР: Кишинев) и 2n=20 (Молд. ССР: Кишинев, совхоз «Чумай» Вулканештского р-на). Сравнение изученных кариотипов с описанными в литературе кариотипами *O. gussonei* позволяет сделать вывод о возможном существовании еще не известных науке таксонов на территории европейской части СССР.

Трудности идентификации некоторых видов рода *Ornithogalum* неоднократно обсуждались в литературе (Feinbrun, 1941; Zahariadi, 1965; Агапова, 1966). Как правило, это касается видов с большим ареалом и широким диапазоном изменчивости, в частности *O. umbellatum* L. и *O. gussonei* Ten. (подрод *Ornithogalum*). Как видно из описаний, составленных монографом рода Захариади (Zahariadi, 1966), оба вида обладают значительной изменчивостью большинства количественных признаков (размеры растения, ширина листа, число и размеры цветков и т. д.), в некоторых случаях перекрывающихся; это давало повод к описанию подвидов и форм. В связи с этим нет единства в понимании данных видов, их объема и границ их ареалов.

В отличие от *O. umbellatum*, кариотип которого неоднократно исследовался разными авторами (Neves, 1952, и др.), *O. gussonei* до недавнего времени почти не был изучен. В пределах *O. umbellatum* обнаружена значительная кариотипическая изменчивость, которая проявляется главным образом в полиплоидии на базе основного числа x=9; при этом плоидность достигает высокой степени — 72 и 108 (Garbari, Tornadore, 1972).

Кариологические исследования *O. gussonei* обнаружили разнообразие хромосомных чисел в разных частях ареала этого вида и, что особенно важно, разные основные числа, а именно: x=9 на территории Польши, Чехословакии (Czapik, 1965), Венгрии (Pólya, 1950), Болгарии (Markova et al., 1972, 1974) и Румынии (Lungeanu, 1971); x=8 в Малой Азии (Cullen, Ratter, 1967); x=7 в Италии (Garbari, Tornadore, 1970, 1972). В результате собственных исследований и анализа литературных данных Чапик (Czapik, 1972) пришла к выводу о том, что *O. gussonei*, по-видимому, является членом сложного комплекса, который нуждается в детальном цитотаксономическом изучении на всем протяжении ареала.

В связи с обработкой рода *Ornithogalum* для «Флоры европейской части СССР» (неопубликованные материалы) мною были определены хромосомные числа и изучены кариотипы большинства видов птицемлечника с территории Советского Союза. В свете имеющихся литературных данных особенно интересным представлялось исследование хромосом *O. gussonei*, ранее никем не изучавшегося в европейской части СССР. Определенное Л. Н. Делоне (1925) для *O. gussonei* (под названием *O. tenuifolium* Guss.) число 2n=16 у растений из Батуми, судя по рисунку и идиограмме, относится скорее всего к *O. woronowii* Krasch.

Материал и методика

Материал для изучения (луковицы) был собран в следующих пунктах: Молдавская СССР: Кишинев, совхоз «Чумай» Вулканештского р-на, V 1971, К. Р. Витко, Н. Д. Агапова; Украинская ССР: Рогань (окрестности Харькова), VI 1972, И. Г. Зоз; Крым: Новый Свет, Планерское,

IV 1972, О. И. Захарьева, Е. В. Мордак; РСФСР: Ставропольский край, Тамань, Ставрополь, IV 1972, О. И. Захарьева, Е. В. Мордак. Выражаю искреннюю благодарность О. И. Захарьевой, Е. В. Мордак и И. Г. Зозу за материал, собранный ими и переданный мне для изучения.

Хромосомы исследовались в метафазе, в клетках кончиков корней, полученных при проращивании луковиц в горшках в оранжерее (по одному экземпляру в каждом горшке).

Применялась предобработка корней в течение 3—4 час. 0.25% раствором колхицина, фиксация по Батталья (5 : 1 : 1 : 1), окраска по Фёльгену с предварительным холодным гидролизом (25—30 мин.). После промывки в сернистых водах и водопроводной воде давленые препараты проводились через бутиловый спирт и ксилол и заключались в канадский бальзам. Хромосомы измерялись и классифицировались так же, как описано в нашей предыдущей работе (Агапова, 1974).

Хромосомы у образцов *O. gussonei* с 2n=16 с территории СССР различаются только по группам (каждая пара не всегда может быть достоверно идентифицирована), поэтому для характеристики кариотипа каждого образца не вычислялись средние арифметические. Вместо этого после предварительного изучения 7—20 метафазных пластинок и построения предварительной кариограммы для каждой из них выбиралась пластинка с оптимальной степенью сокращения хромосом и использовалась как наиболее типичная. На основании измерений хромосомных плеч на такой пластинке для каждого образца была построена кариограмма и определены размеры хромосом, представленные в таблицах. Учитывалось, что типичные пластинки разных образцов должны иметь близкую степень сокращения хромосом; критерием сходства в степени сокращения считались близкие значения суммарной длины хромосом набора (при их одинаковом числе), а также сходные длины хромосом I пары.

Результаты и обсуждение

Первый образец (2 растения), 2n=16, посевной № 82, Ставрополь (рис. 1, *а*; 4, *а*; табл. 1).

Хромосомы набора по величине можно разделить на 3 группы. Хромосомы субметацентрические, за исключением IV акроцентрической пары, с F%=22.9 (табл. 1). VI пара — спутничные хромосомы. Спутник маленький, его диаметр значительно меньше диаметра хромосомы.

Второй образец (2 растения), 2n=16, посевной № 80, Тамань (рис. 1, *б*; 4, *б*; табл. 1).

Хромосомы набора можно разбить по величине на 3 группы: 1) I, II, III пары; 2) IV, V, VI пары; 3) VII, VIII пары. Хромосомы субметацентрические. Достоверная идентификация каждой хромосомной пары в пределах группы невозможна. V или VI пара имеет маленький спутник такого же типа, как у образца из Ставрополя. Часто спутник различим только у одной хромосомы.

Третий образец (3 растения), 2n=16, посевной № 83, окрестности Харькова, Рогань (рис. 1, *в*; 4, *в*; табл. 1).

Как у двух предыдущих образцов, хромосомы набора подразделяются на 3 группы. Хромосомы субметацентрические, за исключением VI пары акроцентрических спутничных хромосом с F%=24.63 (табл. 1).

Четвертый образец (одно растение),[1] 2n=32, посевной № 77, Планерское (бывш. Коктебель) (рис. 2, *а*; 5, *а*).

В хромосомном наборе по величине намечаются 3 группы: 1) I—XII пары (дл. 8.32—7.03 мкм). В пределах этой группы имеются следующие типы хромосом: 1—4-я хромосомы (дл. 8.32—7.77 мкм, F%=33.29—35.64), 5-я более симметричная хромосома (дл. 7.58 мкм, F%=46.30), не имеющая гомолога; 6—7-я хромосомы (дл. 7.57—7.20 мкм, F%=16.90—17.77) акроцентрического типа; 8—12-я хромосомы (дл. 7.40—7.03 мкм,

[1] Числа хромосом (2n=32) определены у 4 растений.

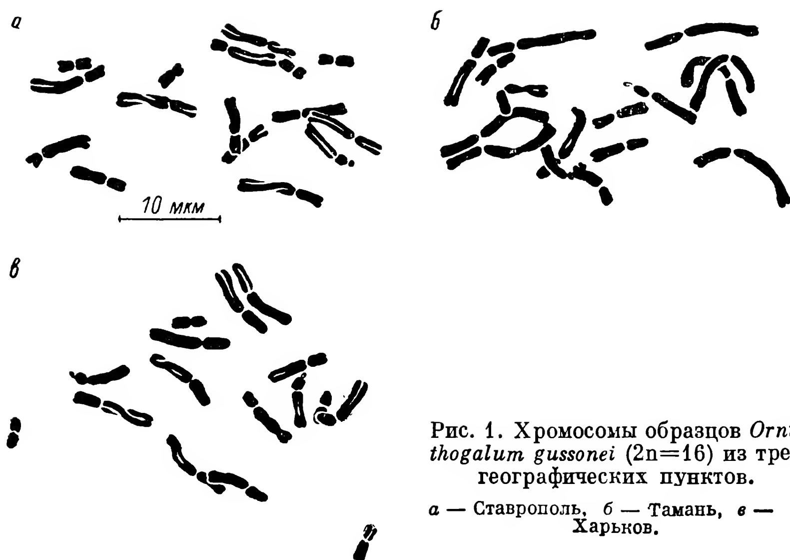


Рис. 1. Хромосомы образцов *Ornithogalum gussonei* (2n=16) из трех географических пунктов.

а — Ставрополь, *б* — Тамань, *в* — Харьков.

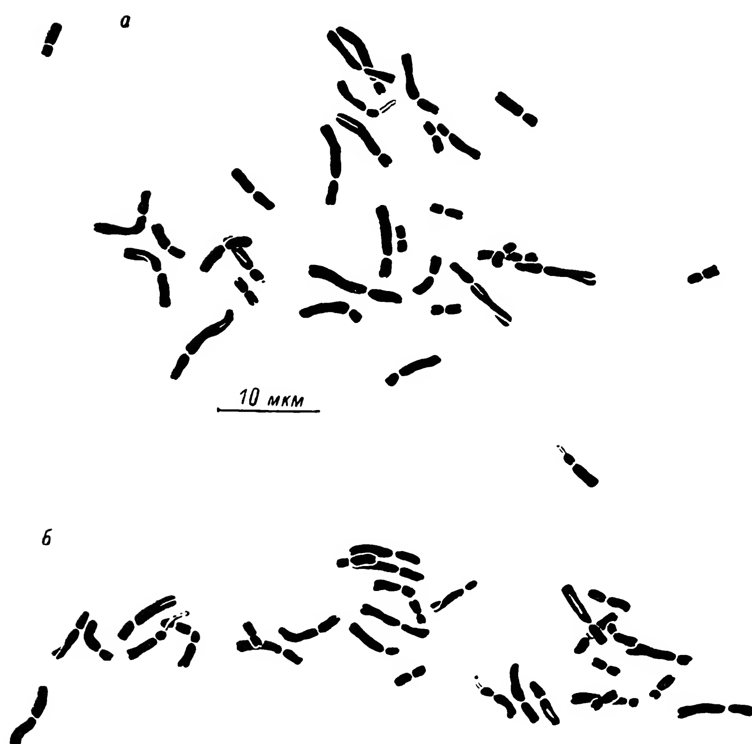


Рис. 2. Хромосомы образцов *Ornithogalum gussonei* (2n=32) из двух географических пунктов.

а — Планерское, *б* — Новый Свет (Крым).

ТАБЛИЦА 1

Размеры хромосом *Ornithogalum gussonei* (2n = 16), в мкм, из трех географических пунктов

Хромосомные пары	Ставрополь			Тамань			Харьков		
	длина плеч	длина хромосомы	F, %	длина плеч	длина хромосомы	F, %	длина плеч	длина хромосомы	F, %
I	4.99+2.59	7.58	34.16	5.27+2.68	7.95	33.71	5.03+2.77	7.80	35.51
II	4.90+2.21	7.11	31.08	4.90+2.58	7.48	34.49	4.87+2.49	7.36	33.83
III	4.25+2.49	6.74	36.94	4.72+2.62	7.34	35.69	4.44+2.68	7.12	37.64
IV	4.47+1.33	5.80	22.9	3.79+1.75	5.54	31.58	4.29+1.62	5.91	27.41
V	3.10+2.12	5.22	40.61	3.23+1.33	4.56	29.16	3.45+1.70	5.15	33.08
VI	3.33+1.48	4.81	30.76	3.18+1.19	4.37	27.23	3.64+1.19	4.83	24.63
VII	1.88+1.66	3.54	46.89	1.75+1.11	2.86	38.81	1.79+1.25	3.04	41.11
VIII	1.53+1.01	2.54	39.76	1.38+1.11	2.49	44.57	1.51+1.38	2.89	47.75

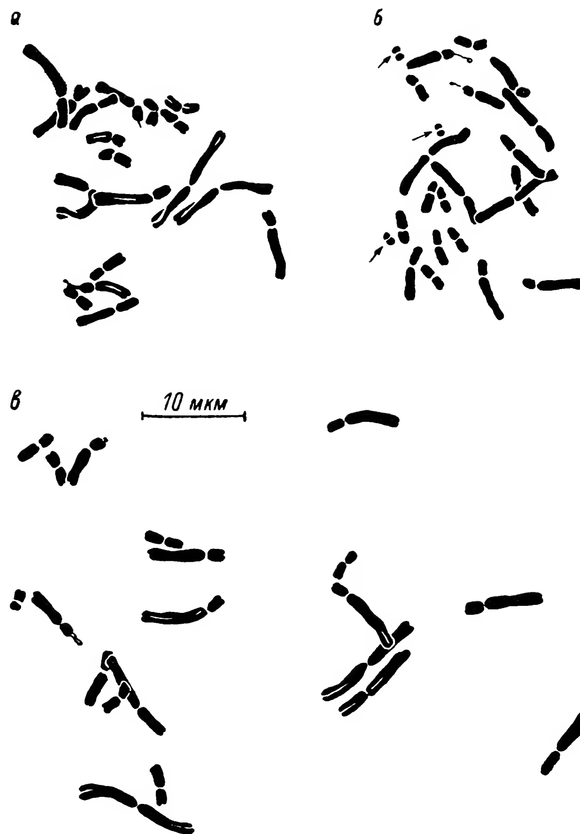


Рис. 3. Хромосомы образцов *Ornithogalum gussonei* из двух пунктов.

а — Кишинев (2n=18), *б* — Кишинев (2n=20+3B, B — хромосомы указаны стрелками), *в* — совхоз «Чумай» (2n=20).

F%=30—36.84); 2) (дл. 5.73—4.05 мкм) содержит 4 хромосомы акроцентрического типа (13—14 и 17—18) с F%=21.42—24.80 и субметацентрические хромосомы. При этом 3 хромосомы являются спутничными, а одна из них — акроцентрическая (F%=24.02); спутник маленький, такого же типа, как и у 16-хромосомных образцов; 3) 8 самых коротких хромосом набора (дл. 3.33—2.94 мкм, F%=35.35—50) субметацентрического и метацентрического типов.

По-видимому, данный набор хромосом является тетраплоидным с x=8. Несомненно, здесь были перестройки, но по его общему характеру набор с тремя группами хромосом можно представить как удвоенный набор 16-хромосомных образцов, так как число хромосом в каждой из трех групп вдвое больше, чем в соответствующих группах кариотипа с 2n=16. Общая длина хромосом набора с 2n=32 — 173.12 мкм — примерно в 2 раза превышает суммарную длину хромосом у 16-хромосомных образцов (84.86—88.28 мкм).

Пятый образец (2 растения), 2n=32, посевной № 76, Крым, Новый Свет (рис. 2, *б*; 5, *б*).

В общих чертах кариотип похож на предыдущий, но у обоих растений в наборах обнаружено только по 2 спутничных хромосомы, а внутри групп есть различия в морфологии хромосом, что является, по-видимому, следствием перестроек.

Шестой образец (одно растение), 2n=18, посевной № 67/10, Кишинев (рис. 3, *а*; 4, *е*; табл. 2).

Большинство хромосом хорошо идентифицируется. I пара самых длинных хромосом приближается к метацентрическому типу (F%=48.94); III и VI пары — акроцентрические хромосомы (F%=20.44 и

ТАБЛИЦА 2

Размеры хромосом *Ornithogalum gussonei* (2n = 18, 2 n = 20), в мкм, двух географических пунктов

Хромосомные пары	Кишинев						Совхоз «Чумай»		
	2n = 18			2n = 20			2n = 20		
	длина плеч	длина хромосомы	F, %	длина плеч	длина хромосомы	F, %	длина плеч	длина хромосомы	F, %
I	5.10+4.89	9.99	48.94	5.09+4.99	10.08	49.50	5.49+5.05	10.54	47.91
II	5.62+2.80	8.42	33.25	4.99+2.96	7.95	37.23	5.27+2.86	8.13	35.17
III	5.93+1.55	7.58	20.44	4.81+1.66	6.47	25.65	5.96+1.70	7.66	22.19
IV	5.0+1.76	6.76	26.03	3.88+1.57	5.45	28.80	5.18+1.66	6.84	24.22
V	4.58+1.76	6.34	27.76	3.51+1.56	5.07	30.76	4.62+1.75	6.37	27.47
VI S	3.85+1.25	5.10	24.50	3.60+1.11	4.71	23.56	3.70+1.28	4.98	25.70
VII	2.18+1.45	3.63	39.94	1.94+1.40	3.34	41.91	2.77+1.75	4.52	38.71
VIII	1.66+1.35	3.01	44.85	1.85+17.34	3.19	42.00	1.88+1.60	3.48	45.97
IX	1.55+1.04	2.59	40.15	1.57+1.48	3.05	49.52	1.94+1.28	3.22	39.75
X				1.62+1.14	2.76	41.30	1.48+1.48	2.96	50

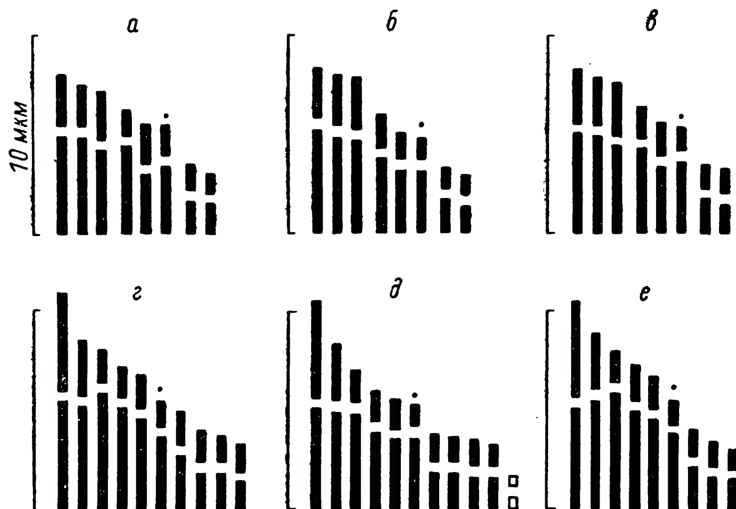


Рис. 4. Кариограммы *Ornithogalum gussonei.*

а — Ставрополь, *б* — Тамань, *в* — Харьков, *г* — совхоз «Чумай», *д—е* — Кишинев.

24.50), из них VI пара — спутничная. Спутник такого же типа, как у образцов с 2n=16 и 32. В большинстве метафазных пластинок нить длинная и хотя бы один из спутников деспирализован. Остальные хромосомы набора субметацентрические.

Седьмой образец (2 растения), 2n=20, 20+2—3B, посевной № 67, Кишинев (рис. 3, *б*; 4, *д*; табл. 2).

Хромосомный набор в общих чертах похож на предыдущий, но отличается от него лишней парой коротких хромосом, более симметричной III парой, которая в этом образце является субметацентрической, а также IV и V парами. Кроме того, у одного растения обнаружены B-хромосомы размером около 1.2 мкм с хорошо заметной срединной перетяжкой, число которых варьировало от 2 до 3.

Восьмой образец (одно растение), 2n=20, посевной № 74, совхоз «Чумай» (рис. 3, *в*; 4, *г*; табл. 2).

В наборе III и IV пары являются акроцентрическими (F%=22.19 и 24.22), VI пара в отличие от шестого и седьмого образцов — субметацентрическая, а VII пара — более длинная. Кроме того, X пара метацентрического типа (F%=50). По-видимому, оба 20-хромосомных кариотипа (седьмой и восьмой образцы) являются производными от 18-хромосомного и возникли вследствие полисомии коротких хромосом, которая часто встречается у представителей рода *Ornithogalum* (Cullen, Ratter, 1967); кроме того, эти наборы имеют некоторые различия благодаря перестройкам.

Таким образом, исследование 8 образцов *O. gussonei* с территории европейской части СССР обнаружило их неоднородность и по числу и по морфологии хромосом. У образцов из средней полосы (Харьков) и Ставрополья 2n=16, x=8 и они в общем близки по морфологии хромосом. Растения из восточного Крыма (Планерское, Новый Свет) — тетраплоиды с 2n==32 и таким же основным числом (x=8). У образцов из более западного района (Молдавская ССР) 2n=18, а основное число, по-видимому, 9; x=9, очевидно, у его производных кариотипов с 2n=20. При этом, несмотря на некоторые различия, кариотипы образцов из Молдавии в общих чертах сходны (рис. 4, *г—е*) и значительно отличаются от кариотипов с 2n=16 (рис. 4, *а—в*).

Сравним результаты нашего исследования с литературными данными. 18-хромосомный кариотип *O. gussonei* из Средней Европы изучен Чапик (1965) на большом числе образцов из Польши и Чехословакии, а Марковой и др. (1974) — на материале из Болгарии. В целом стандартный кари-

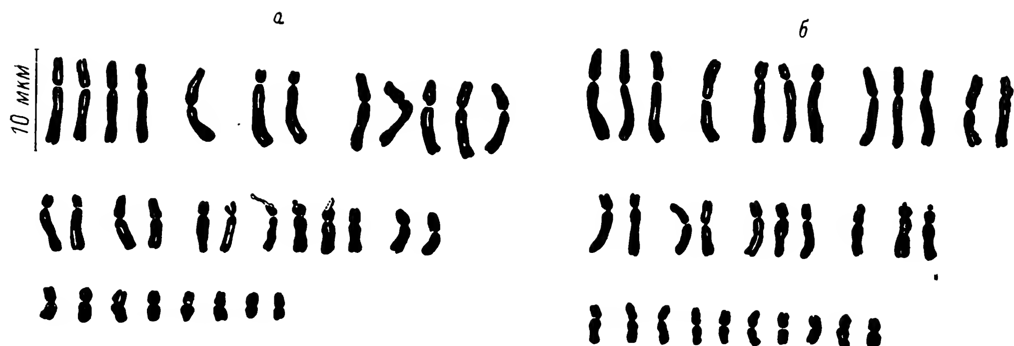


Рис. 5. Хромосомы *Ornithogalum gussonei* (2n=32).
а — Планерское, *б* — Новый Свет.

отип среднеевропейского *O. gussonei* довольно близок стандартному кариотипу *O. umbellatum* (Czapik, 1965, 1972). Имеются лишь небольшие различия в морфологии отдельных хромосом. По мнению Чапик, кариотипы обоих видов принадлежат к одной кариологической группе. Однако между этими видами существует барьер стерильности, об этом свидетельствует высокая стерильность экспериментально полученных гибридов (Czapik, 1972). В табл. 3 приведены сравнительные данные по некоторым показателям для 18-хромосомных кариотипов *O. gussonei* с территории Европы. Несомненно, что кариотипы имеют не только сходство, но и различия в типах хромосом, а следовательно, и в степени асимметрии кариотипа (TF%). Эти различия отражают высокий процент структурных изменений кариотипа среднеевропейского *O. gussonei*, однако уровень различий трудно оценить с таксономической точки зрения. Возможно, что структурные изменения кариотипа находятся в пределах внутривидовой изменчивости, но не исключено также, что они отражают более глубокую дифференциацию этого таксона и в будущем вероятно выделение новых видов.

ТАБЛИЦА 3

Сравнение 18-хромосомных кариотипов *Ornithogalum gussonei*, произрастающего на территории Европы

Хромосомные пары	Польша, Чехословакия (Czapik, 1965)		Болгария (Markova et al., 1974)		Молдавская ССР, Кишинев (данные Н. Д. Агаповой)	
	тип хромосомы	F, %	тип хромосомы	F, %	тип хромосомы	F, %
I	m	50	sm	45.84	sm	48.94
II	sm	33.28	sm	34.97	sm	33.25
III	sm	26.67	ac	20.00	ac	20.44
IV	sm	28.60	ac	23.86	sm	26.03
V	sm	33.33	S ac	24.39	sm	27.76
VI	S ac	25.00	sm	30.12	S ac	24.50
VII	sm	37.41	sm	40.40	sm	39.94
VIII	sm	42.80	sm	42.97	sm	44.85
IX	m	50	m	50	sm	40.15
TF, %	36.19		33.78		33.41	

Примечание. F % и TF % вычислены на основании размеров хромосом, приведенных в цитированных работах.

Рассмотрим теперь литературные данные о 16-хромосомных кариотипах *O. gussonei*. Их известно немного: это — кариотип из Турции под названием *O. tenuifolium* Guss., описанный в работе Каллена и Рэтера (Cullen, Ratter, 1967), и кариотип *O. gussonei* Ten. ssp. *orbelicum* (Vel.) Stoj. балканского эндема, изученный Марковой и др. (1974). К сожалению,

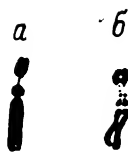


Рис. 6. Спутничные хромосомы.

а — *Ornithogalum gussonei* ssp. *orbelicum* (Markova et al., 1974), *б* — *Ornithogalum gussonei* (Garbari, Tornadore, 1970).

у Каллена и Рэтера кариограмма не имеет масштаба и не указаны размеры хромосом, однако хорошо видно ее отличие от кариограмм 16-хромосомных образцов с территории СССР. Хромосомный набор у двух растений из Турции характеризуется четкими отличиями от образцов из СССР по длине каждой хромосомной пары и присутствием 4 пар (III—VI) акроцентрических хромосом, из которых IV пара с маленьким спутником. Кариотип их более асимметричен. Кариотипы у растений из Турции и из Советского Союза, вероятно, можно отнести к одной кариологической группе, однако различия между ними довольно значительны. Возможно, что это две линии эволюции одного предкового кариотипа, которые дивергировали в разных направлениях.

Кариотип *O. gussonei* ssp. *orbelicum* исследован Марковой на материале, собранном в центральных Родопах. Он значительно отличается от кариотипов 16-хромосомного *O. gussonei* из СССР и из Турции общей длиной хромосом (на 7—9 мкм длиннее в расчете на гаплоидный набор), а главное — характером спутничной хромосомы. Это акроцентрическая хромосома (VI пара) с F%=13.85, имеющая крупный спутник с диаметром, равным поперечнику хромосомы. Такой существенный для видов *Ornithogalum* признак, как морфология спутничной хромосомы, дает основание для предположения об отдаленном родстве данного таксона с *O. gussonei* и о близости его к *O. woronowii* Krasch.

Наконец, очень важно сравнить результаты нашей работы с кариологическими данными по *O. gussonei* из Италии, откуда этот вид был описан. Кариотипы *O. gussonei* под названием *O. tenuifolium* Guss. и близкого вида *O. kochii* Parl. изучены Гарбари и Торнадоре (Garbari, Tornadore, 1970). Отсутствие масштаба у кариограмм и указаний на размеры хромосом не дает возможности провести детальное сравнение. Тем не менее очевидно, что кариотип *O. gussonei* из Италии совершенно иной: 2n=14 и 14+1B (x=7). Помимо различий в соматическом числе и в основном числе хромосом, в его составе 4 пары длинных и 3 пары средних субметацентрических хромосомы, а также одна пара (VII) акроцентрических спутничных хромосом с тандемным спутником (рис. 6, *б*). Точно такой же кариотип имеет в Италии *O. kochii*. Это привело авторов к заключению, что данный таксон не является самостоятельным видом, а представляет собой просто цитотип *O. gussonei*. Вывод интересен, так как вопрос о ранге и связях *O. kochii* является спорным. Большинство авторов относят его к группе родства *O. umbellatum* (Neilreich, 1858а, б; Fiori, 1923; Maire, Weiller, 1958; Zahariadi, 1966). В последние годы этот вид сближают с *O. gussonei* s. l. При этом Ротмалер (Rothmaler, 1972) считает, что *O. kochii* встречается в Европе наряду с *O. gussonei*, а Лунгяну (Lungeanu, 1972) полагает, что в Средней Европе есть только *O. kochii* и все определения *O. gussonei* относятся к этому виду.

Вопрос о ранге *O. kochii* остается открытым. Определенные Лунгяну (Lungeanu, 1971, 1972) на румынском материале хромосомные числа 2n=18 и 36 для *O. kochii* приводят к мысли, что он имел дело с другим кариотипом (x=9). Из-за отсутствия достаточно хороших диагностических признаков внешней морфологии в гербарном материале понимание этого вида (как и *O. gussonei*) разными авторами различно.

В результате сопоставления наших данных с литературными можно сделать некоторые выводы. По-видимому, ареал истинного *O. gussonei* гораздо меньше, чем считает большинство ботаников. Не исключена возможность, что он ограничен только территорией Италии и Сицилии. Распространенная в Малой Азии раса с другим основным числом (x=

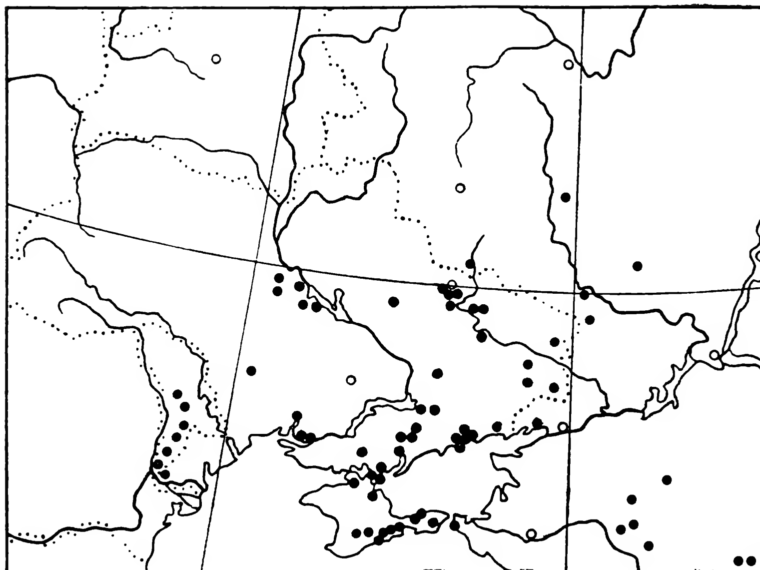


Рис. 7. Распространение *Ornithogalum gussonei* на территории европейской части СССР.

=8) и иным типом спутничной хромосомы скорее всего не относится к *O. gussonei*.

16-хромосомная раса с территории СССР, которая, по-видимому, имеет общие корни с малоазиатской, вероятно, является самостоятельным видом, а 32-хромосомные растения из восточного Крыма — его подвидом. Западная граница 16-хромосомной расы (или даже вида) предположительно проходит по линии Киев—Житомир (рис. 7), как указывал для *O. gussonei* (*O. tenuifolium*) Н. И. Кузнецов (1929).

Распространенная в более западных районах (Молдавия) раса с 2n= =18 и 20 тяготеет к среднеевропейскому «*O. gussonei*», который, видимо, следует считать самостоятельным таксоном.

Растения из Молдавии (I) отличаются от растений с территории юга европейской части СССР (II) по следующим признакам:

	I	II
Число цветков в соцветии	(3) 5 (11)	(4) 7—10 (18)
Длина нижней цветоножки, см	(2.4) 3.8 (5)	(0.6) 1.8—2.6 (5)
Соотношение длины нижней цветоножки и прицветника	Нижняя цветоножка длиннее прицветника (почти вдвое)	Нижняя цветоножка короче, равна или длиннее прицветника

Кроме того, у молдавских образцов коробочка часто имеет углубленные, почти крылатые ребра, а форма ее варьирует от удлиненно-овальной до широко-обратнояйцевидной; растения более мезофильного и нежного облика. Есть некоторые различия в строении луковицы.

Наши выводы являются предварительными. Для описания новых таксонов (если это окажется целесообразным) нужны дополнительные кариологические исследования образцов из других точек ареала «*O. gussonei*» в СССР, а также изучение некоторых признаков внешней морфологии на более обширном живом материале. В противном случае описание новых видов только увеличит таксономическую и номенклатурную путаницу, которая существует в этой группе.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. (1966). Цитосистематическое исследование некоторых кавказских видов секции *Ornithogalum* рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 51, 2. — Агапова Н. Д. (1974). Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 59, 3. — Делоне Л. Н. (1925). Хромосомы у видов *Ornithogalum* L. Тр. Гос. Тимиряз. научно-иссл. инст., отд. экспер. эволюц., I, II, 3, Вологда. — Кузнецов Н. И. (1929). Род *Ornithogalum* L. В кн.: Флора Юго-Востока Европ. части СССР (под ред. Б. А. Федченко), 3. — Cullen J., J. A. Ratter. (1967). Taxonomic and cytological notes on turkish *Ornithogalum* L. Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 27, 3. — Czapik R. (1965). Karyotype analysis of *Ornithogalum umbellatum* L. and *O. gussonei* Ten. Acta Biol. Cracov. (Bot.), 8. — Czapik R. (1972). Cytoembryology of experimental hybrids between two related species of *Ornithogalum* L. Acta Biol. Cracov. (Bot.), 15. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Palest. J. Bot., 2, 1—3 (1940). — Fiori A. (1923). Nuova Flora Analitica d'Italia, 1. — Garbari F., N. Tornadore. (1970). The genus *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*). I. *Ornithogalum kochii* Parl.: morphological and caryotypical analysis. Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., 77. — Garbari F., N. Tornadore. (1972). The genus *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*). II. Taxonomy of some Italian Entities. Giorn. Bot. Ital., 106. — Lungeanu I. (1971). IOPB chromosome number reports, XXXIII. Taxon, 20, 4. — Lungeanu I. (1972). Contributions to the caryological study of the genus *Ornithogalum* L. Acta Bot. Horti Bucurest, 1970—1971. — Maire R., M. Weiller. (1958). In: R. Maire. Flore de l'Afrique du Nord, 5. — Markova M., J. Radenkova, P. Ivanova. (1972). IOPB chromosome number reports, XXXVI. Taxon, 21. — Markova M., M. Popova, J. Radenkova, P. Ivanova. (1974). Karyologische Untersuchungen in der Bulgarien wildwachsenden Vertreter der Gattung *Ornithogalum* L. I. Bull. Inst. Bot. (Sofia), 25. — Neilreich A. (1858a). Über das Vorcommen des *Ornithogalum kochii* Parlatore bei Wien. Verhandl. Zool. Bot. Ges., 8 : 417—420. — Neilreich A. (1858б). Nachträgliche Bemerkungen über *Ornithogalum kochii* Parlatore. Verhandl. Zool. Bot. Ges., 8 : 503—504. — Neves J. B. (1952). Estudos caryologicos no genero *Ornithogalum* L. Bot. Soc. Broteriana, 26. — Pólya L. (1950). Chromosome numbers of Hungarian plants II. Ann. Biol. Univ. Debrecen, 1 (VI). — Rothmaler W. (1972). Exkursionflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Gefäзpflanzen. — Zahariadi C. (1965). Sous-generes et sections mésogeens du genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractères différentiels. Rev. Roum. Biol. (Bot.), 10, 4. — Zahariadi C. (1966). *Liliaceae*. In: Fl. Rep. Soc. Român., 11 (ed. T. Savulescu).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 V 1976.

УДК 575 : 582.999 : 576.1 : 581.46

Фан Фай, В. С. Андреев, Е. Ф. Мелконова

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ЦВЕТКА *NIGELLA DAMASCENA* L. *(RANUNCULACEAE)*

PHAN PHAI, V. S. ANDREEV, E. F. MELKONOVA. ON THE PROBLEM OF EVOLUTION OF THE FLOWER ELEMENTS IN CONNECTION WITH GENETIC STUDIES OF *NIGELLA DAMASCENA* L. (*RANUNCULACEAE*)

Предпринята попытка использовать гибридологический анализ для выяснения эволюционных и генетических взаимоотношений лепестков, нектарников и тычинок. Были изучены нормальные и мутантные формы, индуцированные химическими мутагенами. Исследовались линии M_4—M_7 поколения с увеличенным числом лепестков и нектарников. В одном случае суммарное соотношение тычинок и лепестков оставалось постоянным (нектарники отсутствовали), во втором — нектарников образовалось в 25 раз больше нормы, а тычинок — в 5—6 раз. Анализ генетического взаимодействия мутантов между собой и нормальными особями позволил авторам высказать предположение о возможной эволюции элементов цветка у предков чернушки дамасской.

В настоящее время не существует единой точки зрения о происхождении цветка и отдельных его элементов. С позиций стробильной теории тычинки и плодолистики являются настоящими, хотя и сильно специализированными и часто до неузнаваемости видоизменяемыми спорофиллами, т. е. спороносными листьями (Тахтаджян, 1954). По этой теории лепестки в некоторых семействах являются видоизмененными вегетатив-

ными листьями, однако значительно чаще они тычиночного происхождения, т. е. являются стерилизованными микроспорофиллами.

Сторонники теломной теории не отрицают спорофильной природы тычинок и плодолистиков, но подчеркивают, что спорофиллы прошли особый, параллельный развитию листа путь эволюции, а потому не являются «метаморфизированными листьями» и имеют осевую природу (Zimmermann, 1930, 1965).

При рассмотрении вопроса о происхождении отдельных элементов цветка обычно используют сравнительно-морфологические, а также анатомические и физиологические методы исследования. Мы в своей работе решили воспользоваться результатами генетического анализа. С этой целью были изучены мутантные линии M_4—M_7 поколения чернушки дамасской *Nigella damascena* L., у которых нарушалось нормальное развитие разных элементов цветка. Изучали и характер их наследования при скрещивании между собой и с растениями, имеющими нормальную структуру цветка. При трактовке результатов мы исходили из положения, что рецессивные формы представляют собой предшествующие этапы при эволюционном формировании той или иной структуры (Фан Фай и др., 1975). Генетический анализ дает возможность ответить на вопрос, происходит ли развитие тех или иных структур независимо друг от друга или же формирование их тесно связано между собой.

Для выяснения поставленных вопросов нами были изучены нормальные и мутантные особи *N. damascena* с измененной структурой цветка. Эти мутанты были получены нами путем обработки химическими и физическими мутагенами зародыша на ранних стадиях развития (Фан Фай, 1971; Phan Phai, 1971). Всего получено 55 типов наследственных изменений, затрагивающих строение как вегетативных, так и генеративных органов (Фан Фай, 1972; Фан Фай, Андреев, 1974). Особое внимание было уделено изучению мутаций, изменяющих структуру генеративных органов цветка.

Nigella damascena относится к сем. *Ranunculaceae*. Нормальный цветок (рис. 1; см. вкл.) представляет собой систему разных элементов: 4—5 чашелистиков, 5—6 лепестков, 7—10 нектарников, 60—70 тычинок и 5 плодолистиков (табл. 1).

В данной работе детальному анализу было подвергнуто изучение двух мутантных линий чернушки дамасской.

Одна линия характеризовалась увеличенным числом лепестков (рис. 2—4; см. вкл.). Соотношение суммарных чисел тычинок и лепестков в этой линии и тычинок, лепестков и нектарников в контроле было примерно одинаковым (табл. 1), что указывает, по нашему мнению, на взаимный переход одной структуры в другую.

Вторая линия характеризовалась увеличенным числом нектарников при сохранении числа лепестков на уровне контроля (рис. 5—7; см. вкл.). Число тычинок в этой линии было резко снижено (табл. 1), а у отдельных особей тычинки настолько редуцированы, что практически отсутствуют.

Анализ количественного соотношения указывает на то, что увеличение числа нектарников происходило непропорционально уменьшению числа тычинок — вместо одной тычинки развивалось 3—4 нектарника.

Следует отметить, что у изученных линий степень махровости у разных мутантов может быть различной (рис. 2—7).

Для выяснения взаимоотношений изучаемых элементов цветка нами был проведен генетический анализ. Для этого мутантные формы были скрещены с нормальными контрольными и между собой (табл. 2).

Как следует из табл. 2, при скрещивании нормальной линии с махровой растения F_1 практически полностью сходны с нормальными (контрольными) растениями. Анализ F_2 от этого скрещивания показал, что в данном случае мы имеем дело с моногенным наследованием при полном доминировании нормальной формы. Из этого можно сделать вывод, что тычинки по сравнению с лепестками являются более молодыми структурами и сформировались на их базе.

ТАБЛИЦА 1

Количественный анализ разных элементов центрального цветка у изученных линий *Nigella damascena*

Линии	Количество изученных растений	Чашелистики	Лепестки	Нектарники	Тычинки	Плодолистики	Сумма всех элементов
Контроль	82	5.0±0.0	5.38±0.11	7.45±0.14	68.27±1.14	5.10±0.06	90
Многолепестковая форма	70	6.20±0.11	48.70±1.90	0	40.70±1.80	5.67±0.08	99
Многонектарниковая форма	60	5.40±0.09	5.83±0.16	192.67±6.00	12.20±2.36	4.33±0.32	218

ТАБЛИЦА 2

Количественный анализ разных элементов центрального цветка у гибридов F_1 *Nigella damascena*

Скрещивания	Количество изученных растений	Чашелистики	Лепестки	Нектарники	Тычинки	Плодолистики	Сумма всех элементов
Контроль × многолепестковая форма	214	5.84±0.09	7.21±1.16	9.17±0.27	59.74±1.98	6.19±0.14	86
Контроль × многонектарниковая форма	297	5.81±0.08	6.37±1.12	107.51±3.26	19.36±0.41	6.14±0.12	143
Многолепестковая форма × многонектарниковая форма	164	5.05±0.04	5.67±1.24	145.0±1.49	48.60±1.07	4.50±0.48	207

Что касается наличия нектарников, то генетический анализ показал доминирование этого признака над признаком развития тычинок, причем различие между мутантной и нормальной формами также оказалось моногенным, поэтому напрашивается вывод, что нектарники являются вторичными образованиями по отношению к тычинкам.

Справедливость этих выводов подтверждается и результатами генетического анализа мутантных форм при скрещивании их между собой. Как и следовало ожидать, многонектарниковая форма оказалась доминантной по отношению к многолепестковой форме (табл. 2).

Таким образом, анализ генетического взаимодействия мутантов между собой и с нормальными особями позволяет, как нам кажется, высказать предположение, что цветок у предков чернушки дамасской представлял собой мутовку лепестковидных органов, вероятно, с нечетко оформленной спороносной тканью. На их базе сформировались тычинки, часть которых впоследствии превратилась в нектарники.

В заключение хотелось бы подчеркнуть перспективность использования генетического анализа для разрешения многих спорных вопросов эволюции отдельных структур растений.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Фан Фай. (1971). Действие мутагенов на ранние стадии развития зародышей чернушки дамасской. В кн.: Теория химического мутагенеза: 69—75. М. — Фан Фай. (1972). Экспериментальное вызывание мутаций на ранних стадиях онтогенеза у чернушки дамасской. В кн.: Химический мутагенез и создание селекционного материала: 194—202. М. — Фан Фай, В. С. Андреев. (1974). Эффект действия рентгеновых лучей на зиготу и проэмбрио у чернушки дамасской. Сб. матер. 1-й радиобиолог. конф. соц. стран (ЧССР): 345. — Фан Фай, В. С. Андреев, Е. Ф. Мелконова. (1975). О происхождении отдельных элементов цветка у *Nigella damascena* L. Тез. XII Междунар. бот. конгр., т. 1 : 267. Л. — Phan Phai. (1971). Phuong phap gay dot bien o giai doan hop tu va tien phoi. Tin tuc hoat dong khoa hoc, 11 : 19—23. — Phan Phai, V. S. Andreev, E. F. Melkonova. (1976). Induced mutations at early stages of ontogenesis in *Nigella damascena* L. Acta agronom., 25 (3—4). — Zimmermann W. (1930). Die Phylogenie der Pflanzen. — Zimmermann W. (1965). Die Telomtheorie.

Институт биологии развития АН СССР, Москва.

Получено 9 XII 1975.

УДК 537.533.35 : 576.3./4 : 581.43 : 581.524.4

Н. Г. Потапов, В. Н. Филиппенко

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ НАРУЖНЫХ КЛЕТОК КОРНЕВОГО ЧЕХЛИКА *ZEA MAYS* L.

N. G. POTAPOV, V. N. FILIPPENKO. SOME ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES OF THE OUTERMOST ROOT CAP CELLS IN *ZEA MAYS* L.

В наружных краевых клетках периферической зоны корневого чехлика проростков кукурузы в связи с активным продуцированием и транспортировкой слизи довольно сильно развиты аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум. Пластиды немногочисленны и представлены главным образом амилопластами. Выявлены также чашевидные пластиды, липидные капли, мультивезикулярные тела и неидентифицированные образования с шероховатой осмиофильной каймой. В формировании вакуолей ведущая роль принадлежит процессам локального автолиза. Характерно образование автофагических вакуолей — цитосегресом и цитосом. Обсуждаются возможные пути вакуолизации и роль различных клеточных органоидов в этом процессе.

Корневой чехлик обычно рассматривают как образование, которое защищает корневую меристему от механических повреждений и облегчает проникновение корня в почву. О последнем, в частности, свидетель-

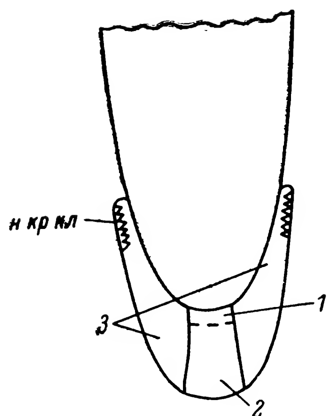


Схема строения корневого чехлика *Zea mays.*

1 — инициальные клетки чехлика, *2* — колумелла, *3* — периферическая зона чехлика; *н кр кл* — наружные краевые клетки периферической зоны корневого чехлика.

ствует ослизнение наружных клеток корневого чехлика (Эсау, 1969). С помощью плазмолитического метода показано, что у ряда растений в слизи, обволакивающей кончик корня, содержится большое количество жизнеспособных клеток (Самцевич, Миронова, 1969). Роль чехлика не ограничивается защитой меристемы. Удаление его лишает корень способности к геотропической реакции (Juniper et al., 1966; Konings, 1968). Важную роль в осуществлении этой реакции играют зерна крахмала, в изобилии накапливающиеся во внутренних клетках колумеллы чехлика (Эсау, 1969). Кроме того, имеются сообщения (Gibbons, Wilkins, 1970; Clowes, 1972) о том, что чехлик выделяет вещества, обусловливающие протекание геотропической реакции и влияющие на рост клеток в основной части корня.

Особенностью клеток корневого чехлика является непродолжительное время функционирования, завершающееся их гибелью и заменой новыми клетками с той же судьбой. Эта особенность находит свое отражение в изменении ультраструктуры. К настоящему времени накоплены обширные материалы по ультраструктуре дифференцирующихся клеток корневого чехлика (Mollenhauer et al., 1961; Mollenhauer, 1965; Juniper, Roberts, 1966; Fineran, 1966; Newcomb, 1967; Northcote, Pickett-Heaps, 1967; Pickett-Heaps, 1968; Wheeler et al., 1972; Тихова, 1972; Данилова, 1974), бо́льшую часть их составляют данные о внутренних клетках чехлика. Несмотря на обилие сведений об изменениях структурной организации клеток чехлика, анализ взаимосвязи ультраструктуры этих клеток и их функционирования далеко не закончен.

В настоящей работе представлены результаты изучения ультраструктуры наружных краевых клеток периферической зоны корневого чехлика *Zea mays* L. (см. рисунок).

Материал и метод

Объектом исследования служили корни трехдневных проростков кукурузы *Zea mays* сорта Одесская 10. Кончики корней фиксировали в 5% растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере при pH 7.2—7.4 в течение 1 часа, а затем промывали этим же буфером и дофиксировали в 2% растворе OsO_4 в течение 2 час. Фиксацию проводили при комнатной температуре. Материал обезвоживали этанолом, пропитывали ацетон-эпоновой смесью и заливали в эпоксидные смолы по модифицированному методу Лафта (Luft, 1961). Полученные на ультрамикротоме LKB-8801 срезы окрашивали цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963). Изучение срезов осуществляли с помощью электронного микроскопа «Hitachi» HU-11K при ускоряющем напряжении 75 кв.

Результаты и обсуждение

В наружных краевых клетках периферической зоны корневого чехлика, обреченных на слущивание и гибель, часто наблюдаются значительные различия в плотности цитоплазмы соседних клеток, так как они находятся на разных этапах завершения своей жизнедеятельности.

Оболочки клеток чехлика значительно толще, чем у меристематических клеток. В наружных слоях клеточной оболочки микрофибриллы ориентированы вдоль плазмалеммы параллельно друг другу. Во внутреннем слое их строгая ориентация не выявляется. Плазмалемма образует глубокие складки. Пространство между плазмалеммой и клеточной стенкой заполнено светлым аморфным материалом. Отмечаются и более плотные пузырьковидные включения (табл. I, *в*, см. вклейку). Отложения подобного материала в наружных клетках корневого чехлика ранее были отмечены многими авторами (Mollenhauer, 1965; Juniper, Roberts, 1966; Wheeler et al., 1972; Тихова, 1972).

Ядра в клетках занимают преимущественно центральное положение. Наряду с округлыми ядрами нередко обнаруживаются вытянутые и лопастные. Последние характерны для дифференцированных клеток (Whaley et al., 1960; Fineran, 1966). Нуклеоплазма представлена светлым тонкогранулированным матриксом и плотными неравномерно распределенными в нем скоплениями хроматина. Ядрышки округлой формы. В отдельных ядрышках наряду с фибриллярным выявляется и гранулярный материал (табл. I, *а*). Очевидно, подобные картины можно интерпретировать как отдельные этапы процесса утраты ядрышками гранулярного материала и превращения их в компактные фибриллярные тела, что является особенностью клеток корневого чехлика (Поляков, 1972). Сущность данного явления остается неясной. Аналогичные изменения имеют место в процессе преобразования ядрышка в митозе, в фазе конденсации фибриллярного материала в виде предъядрышка.

Митохондрии в клетках чехлика ортодоксального типа. Форма их довольно однообразная — округлая или овальная (табл. I, *б*; II, *б*, см. вклейку).

Пластиды немногочисленны и представлены в основном амилопластами, содержащими одно или несколько крахмальных зерен (табл. I, *а*, *б*). В строме некоторых амилопластов выявляются осмиофильные глобулы. Форма пластид округлая, овальная, вытянутая, амебовидная или чашевидная. Чашевидные лейкопласты (табл. II, *г*) охватывают участки цитоплазмы, включающие рибосомы и фрагменты мембран гранулярного ретикулума. Иногда они содержат крахмальные зерна. Подобные чашевидные пластиды описаны Ньюкомбом (1967) в клетках корневого чехлика фасоли. Предполагается, что участки цитоплазмы с митохондриями, фрагментами мембран эндоплазматического ретикулума и рибосомами не изолируются пластидой со всех сторон, а находятся как бы в карманах.

Рибосомы располагаются на мембранах эндоплазматического ретикулума и в цитоплазме как свободно, так и в полисомах (табл. I, *б*, *в*; *а*—*г*).

Аппарат Гольджи представлен диктиосомами и комплексом пузырьков. Характерным является распад диктиосом на множество везикулярных элементов (табл. I, *в*; II, *г*), что свидетельствует о высокой активности аппарата Гольджи.

Эндоплазматический ретикулум развит хорошо. На концах отдельных цистерн гранулярного ретикулума наблюдаются локальные расширения (табл. II, *б*—*г*). Отмечается тенденция к увеличению внутреннего пространства уплощенных цистерн ретикулума и освобождению его мембран от рибосом. В вакуолизирующихся клетках шероховатый ретикулум часто располагается параллельно плазмалемме и тонопласту (табл. I, *в*; II, *б*—*г*). В некоторых случаях мембраны эндоплазматического ретикулума организуются в замкнутые комплексы, происходит изоляция участка цитоплазмы одной или несколькими агранулярными цистернами. Таким образом, возникает цитосегресома — первичная автолитическая вакуоль (табл. II, *в*).

Согласно данным ряда авторов (Mollenhauer et al., 1961; Mollenhauer, 1965; Juniper, Roberts, 1966; Northcote, Pickett-Heaps, 1967; Pickett-Heaps, 1968), аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум играют важную роль в продуцировании и транспортировке материала слизи.

Большинство исследователей рассматривают комплекс Гольджи как место синтеза полисахаридов и гликопротеидов и полагают, что транспортную функцию выполняют крупные пузырьки аппарата Гольджи, так как после введения меченых моносахаров метка в них появляется в более поздние сроки эксперимента (Juniper, Roberts, 1966; Pickett-Heaps, 1968). Предполагается, что везикулы с секретируемым материалом мигрируют в направлении клеточных оболочек. Секретируемые вещества накапливаются между плазмалеммой и оболочкой, а затем диффундируют на поверхность чехлика. По мнению Молленхауэра (1965), накапливаемый между плазмалеммой и оболочкой материал является предшественником слизи.

Наружные клетки корневого чехлика кукурузы характеризуются большим числом липидных капель. Липидные капли — округлые тела с одинарной мембраной и плотным по сравнению с цитоплазмой содержимым (табл. I, *а*; II, *б*, *в*). Согласно Фрей-Висслингу и Мюлеталеру (1968), липидные капли представляют собой сферосомы, которые возникают из цистерн эндоплазматического ретикулума, отчленяющих мелкие плотные пузырьки — просферосомы. Последние, увеличиваясь в размерах, растут и превращаются в сферосомы. Было показано, что сферосомы содержат набор ферментов, необходимых для синтеза жиров, и различные кислые гидролазы (Matile, Spichiger, 1968). На основании этих данных авторы пришли к выводу, что сферосомы не только синтезируют липиды, но функционируют так же, как особый тип первичных лизосом, которые играют важную роль в мобилизации запасных веществ (липидов, белков) при прорастании и локальной автофагии. Предполагается, что сферосомы поступают в ограниченные мембранами эндоплазматического ретикулума участки цитоплазмы (цитосегресомы) и вызывают лизис их содержимого. Гипотеза о сферосомах как особых, отличных от липидных капель органеллах данными электронной микроскопии не подтверждается (Васильев, 1972).

В цитоплазме некоторых клеток наблюдаются более крупные, чем липидные капли, образования округлой формы с шероховатой осмиофильной каймой и гранулярным электронноплотным матриксом (табл. II, *а*). Эти неидентифицированные образования вряд ли идентичны липидным каплям, хотя иногда после двойной фиксации глутаральдегидом и осмиевой кислотой в липидных каплях выявляются тонкие фибриллы и периферическая плотная кайма. В клетках, фиксированных перманганатом калия, липидные капли часто имеют очень плотную периферическую кайму и совершенно прозрачную центральную часть (Васильев, 1972). Неидентифицированные образования обнаруживаются и в вакуолях, куда они попадают, очевидно, в результате локального автолиза цитоплазмы. При этом содержимое данных образований лизируется. Матрикс становится электроннопрозрачным. Толщина каймы в одних случаях уменьшается, а в других остается без изменений (табл. II, *б*).

В цитоплазме некоторых наружных клеток чехлика обнаруживаются единичные округлые образования, ограниченные одинарной мембраной и содержащие несколько мелких пузырьков в прозрачном матриксе, — мультивезикулярные тела (табл. I, *в*). Происхождение и функции мультивезикулярных тел в растительной клетке не изучены. По предположению Ю. В. Гамалея (1967), они участвуют в транспортировке материала для синтеза клеточной оболочки через плазмалемму.

В стареющих клетках чехлика происходит интенсивный лизис цитоплазмы. Локальному автолизу подвергается цитоплазматический материал в цитосегресомах (табл. II, *в*). В табл. II, *г* можно обнаружить включение цитосегресом, содержащих мембраны эндоплазматического ретикулума, липидные капли и различные пузырьки, в вакуоль. При этом образуются вторичные автофаговые вакуоли — цитосомы. Цитоплазма вакуолярных включений лизируется, на их мембранах концентрируется осмиофильный материал. Некоторые исследователи (Fineran, 1966, 1971; Васильев, 1972) обнаруживали в вакуолях концентрически расположен-

ные витки мембран и цитосегресомы, содержащие захваченные митохондрии и пластиды. С возрастом число мембранных элементов в содержимом центральной вакуоли уменьшается вплоть до их полного исчезновения. Разрушение макромолекул в цитосегресоме, по мнению А. Е. Васильева (1972), возможно с помощью кислых гидролаз, поступающих сюда в результате включения везикул аппарата Гольджи или микротел.

Локальному автолизу подвергаются также участки цитоплазмы, изолированные чашевидными лейкопластами (табл. II, *г*). Разрушение содержимого чашевидных пластид ранее было обнаружено Ньюкомбом (1967) в клетках корневого чехлика фасоли и Васильевым (1972) в клетках стареющих нектарников огурца. При этом, вероятно, разрушаются и сами пластиды. Однако происхождение гидролаз в этих случаях не установлено.

Формирование вакуолярной системы в процессах лизиса цитоплазмы и слияния мелких провакуолей и вакуолей завершается образованием обширной центральной вакуоли, которая занимает значительную часть объема клетки чехлика.

Многообразие структур вакуолярной системы, трудности их интерпретации обусловливают наличие различных точек зрения о путях формирования вакуолей.

Существует несколько концепций возникновения вакуолей: они являются результатом локальной гидратации в цитоплазме, не связанной с определенными органоидами (Mühlethaler, 1965); вакуоли — следствие локальной гипертрофии элементов эндоплазматического ретикулума (Buvat, 1961; Poux, 1962; Mesquita, 1969); их образование — результат слияния отдельных пузырьков аппарата Гольджи (Marinos, 1963) и «провакуолярных тел» (Whaley et al., 1960). В последние годы в связи с выявлением в вакуолях гидролитических ферментов выдвигаются представления о том, что совокупность всех элементов вакуолярной системы функционирует как единый лизосомный аппарат растительной клетки и что вакуоли представляют собой фагоцитирующие лизосомы (Matile, Moor, 1968). По мнению Финерана (1971), разделяющего эту точку зрения, вакуоли могут рассматриваться как самостоятельные органоиды растительной клетки. Васильев (1972) считает, что развитие вакуолей происходит путем образования автофагических вакуолей — цитосегресом и цитосом — с последующим гидролизом их содержимого, а также в результате поступления в первичную лизосому — производную эндоплазматического ретикулума — участков цитоплазмы вследствие эндоцитозной активности лизосомной мембраны.

Таким образом, несмотря на единый принцип организации вакуолей, процесс вакуолизации в растительных клетках, очевидно, осуществляется различными путями. При этом в зависимости от принадлежности клеток к ткани с той или иной функцией и от этапа их развития один из путей, видимо, становится преобладающим. При вакуолизации наружных краевых клеток периферической зоны корневого чехлика кукурузы главное место принадлежит процессам локального автолиза цитоплазмы.

В заключение следует отметить, что в целом ультраструктура наружных краевых клеток периферической зоны корневого чехлика кукурузы свидетельствует о сохранении ими жизнедеятельности. Таким образом, приведенные данные подтверждают положение М. Ф. Даниловой (1974) о том, что процесс обособления клеток периферической зоны чехлика у однодольных происходит быстрее, чем деструкция их цитоплазмы.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л ь е в А. Е. (1972). Проблемы эндоцитоза и автофагии в растительной клетке. В кн.: Ультраструктура растительных клеток: 3—60. — Г а м а л е й Ю. В. (1967). Некоторые данные о дифференциации протоксилемных элементов ели. Матер. ко II Всес. симп. по применению электрон. микроскопии в бот. исслед. Киев: 26—29. — Д а н и л о в а М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — П о л я к о в В. Ю. (1972). Ядро. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск : 12—20. — С а м ц е в и ч С. А., С. Н. М и р о н о в а. (1969).

Жизнеспособность корневых чехликов растений и отчленяемых ими клеток. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 869—874. — Т и х о в а А. П. (1972). Ультраструктура корневого чехлика проростков сосны обыкновенной. В кн.: Ультраструктура растительных клеток: 124—131. — Ф р е й - В и с с л и н г А., К. М ю л е т а л е р. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — B u v a t R. (1961). Le réticulum endoplasmatique des cellules végétales. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 74, 7 : 261—267. — C l o w e s F. A. L. (1972). Regulation of mitosis in roots by their caps. Nature, New Biol., 235, 57 : 143—144. — F i n e r a n B. A. (1966). Fine structure of meristem and differentiating root cap cells in *Ranunculus hirtus* Hook. F. Phytomorphology, 16, 1 : 1—16. — F i n e r a n B. A. (1971). Ultrastructure of vacuolar inclusions in root tips. Protoplasma, 72 : 1—18. — G i b b o n s G. S. B., M. B. W i l k i n s. (1970). Growth inhibitor production by root cap in relation to geotropic responses. Nature, 226, 5245 : 558—559. — J u n i p e r B. E., S. G r o v e s, R. L a n d a w - S c h a c h a r, L. J. A u d u s. (1966). Root cap and perception of gravity. Nature, 209, 5018 : 93—94. — J u n i p e r B. E., R. M. R o b e r t s. (1966). Polysaccharide synthesis and the fine structure of root cells. J. Roy. Microscop. Soc., 85, 1 : 63—72. — K o n i n g s H. (1968). The significance of the root cap for geotropism. Acta Bot. Neerl., 17, 3 : 203—211. — L u f t J. H. (1961). Improvements in the epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, 2 : 409—414. — M a r i n o s N. G. (1963). Vacuolation in plant cells. J. Ultrastruct. Res., 9, 1—2 : 177—185.— M a t i l e P. H., H. M o o r. (1968). Vacuolation: origin and development of the lysosomal apparatus in root-tip cells. Planta (Berl.), 80, 2 : 159—175. — M a t i l e P., J. S p i c h i g e r. (1968). Lysosomal enzymes in spherosomes (oil droplets) of tobacco endosperm. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 58, 3 : 277—280. — M e s q u i t a J. F. (1969). Electron microscope study of the origin and development of the vacuoles in root-tip cells of *Lupinos albus*. J. Ultrastruct. Res., 26, 3—4: 242—250. — M o l l e n h a u e r H. H. (1965). Transition forms of Golgi apparatus secretion vesicles. J. Ultrastruct. Res., 12, 3—4 : 439—446. — M o l l e n h a u e r H. H., W. G. W h a l e y, J. H. L e e c h. (1961). A function of the Golgi apparatus in outer root cap cells. J. Ultrastruct. Res., 5, 1—2 : 193—200. — M ü h l e t h a l e r K. (1965). Growth theories and the development of the cell wall. In: Cellular ultrastructure of woody plants. — N e w c o m b E. H. (1967). Fine structure of protein-storing plastids in bean root tips. J. Cell Biol., 33, 1 : 143—163. — N o r t h c o t e D. H., J. D. P i c k e t t - H e a p s. (1967). A function of Golgi apparatus in polysaccharide synthesis and transport in the root-cap cells of wheat. Biochem. J., 98, 1 : 159—167. — P i c k e t t - H e a p s J. D. (1968). Futher ultrastructural observations of the Golgi apparatus and its function in cells of the wheat seedling. J. Ultrastruct. Res., 18, 3—4 : 287—303. — P o u x N. (1962). Nouvelles observations sur la nature et l'origine de la membrane vacuolaire des celles végétales. J. Microscop., 1, 1 : 55—66. — R e y n o l d s E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 1 : 208—212. — W h a l e y W. G., H. H. M o l l e n h a u e r, J. H. L e e c h. (1960). The ultrastructure of the meristematic cell. Amer. J. Bot., 47, 6 : 401—419. — W h e e l e r H., B. L. B a k e r, P. H a n c h e y. (1972). Pynocytosis in root cap cell exposed to uranyl salts. Amer. J. Bot., 59, 8 : 858—868.

Московский государственный
университет
и
Институт общей
и неорганической химии АН СССР,
Москва.

Получено 15 IV 1974.

УДК (252.51) (571.56)

С. З. Скрябин

ФРАГМЕНТЫ ГОРНОЙ ПЕТРОФИТНОЙ СТЕПИ В НИЗОВЬЕ РЕКИ ТОККО (ЮЖНАЯ ЯКУТИЯ)

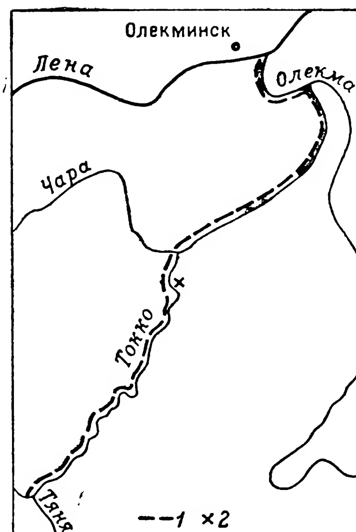
S. Z. SKRYABIN. THE PHRAGMENTS OF A PETROPHYTIC MOUNTAIN STEPPE IN THE LOWEV REACHES OF THE TOKKO RIVER (SOUTHERN YAKUTIA)

Описаны фрагменты каменистой пырейной (Elytrigia jacutorum) горной степи на Приленском плато в низовье р. Токко (Южная Якутия), где еще не отмечалось существования степных сообществ. 8 выделенных ассоциаций объединены в 4 группы. Список включает 52 вида сосудистых растений.[1]

Широко известно значительное распространение степных сообществ в центральной и северо-восточной Якутии (Cajander, 1903; Шелудякова,

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР» с исправлениями согласно «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Рис. 1. Схематическая карта маршрута.
1 — маршрут отряда, 2 — степные склоны «Суруктах Хая».



1957; Караваев, 1965; Караваев, Скрябин, 1971). В южной горной части республики вследствие менее выраженной континентальности климата «степные явления» представлены четко лишь в очень ограниченном районе вблизи г. Олекминска.

Материал, послуживший основой данного сообщения собран в 1972 г. во время поездки на лодках вниз по р. Токко от места впадения в нее р. Тяня до ее устья и далее по рекам Чаре и Олекме до Лены (см. рисунок). В этом районе Приленское плато имеет низкогорный столово-увалистый рельеф с абсолютными высотами до 400—600 м, сложено кембрийскими известняками, доломитизированными известняками, глинистыми доломитами, гипсом. Господствуют хвойные леса, преимущественно лиственничные и сосновые, иногда с участием сибирского кедра. В долине р. Токко повсюду распространен неширокими полосами так называемый ленточный ельник; более высокие террасы обычно занимает сосновый лес. Безлесны только скалистые выходы пород и крутые осыпающиеся склоны. Отдельные кусты бузины *Sambucus sibirica*, можжевельника *Juniperus sibirica*, спиреи *Spiraea media* и немногие травянистые растения — *Gypsophila patrinii*, *Patrinia rupestris*, *Youngia diversifolia*, *Aster alpinus*, папоротники из родов *Drypteris* и *Woodsia* и другие ютятся здесь в защищенных расщелинах скал и на делювии в местах с более мощным мелкоземом. Менее крутые каменистые и щебнистые склоны покрыты сильно разреженным сосновым криволесьем с *Dryas octoviscosa*, *Ledum palustre*, *Rhododendron parvifolium* и обильными лишайниками, особенно накипными. В долинах рек отмечаются занимающие небольшие площади луга и травяные болота.

Изредка на каменистых склонах южной экспозиции на небольших площадях (всего до нескольких квадратных метров) — можно встретить пырейные (*Elytrigia jacutorum*) и осоковые (*Carex pediformis*, *C. glacialis*) группировки с участием петрофитов; внешне они напоминают каменистые степи. Подобные группировки с участием *Juniperus davurica* были ранее обнаружены Л. К. Поздняковым (1958) на берегах р. Олекмы на отрезке 200—240 км выше ее устья. Однако в этом районе только участки, описанные нами, можно полностью отнести к степному типу растительности. В 15—16 км выше устья р. Токко вдоль ее правого берега степные склоны тянутся примерно на 1.5 км. Вследствие более или менее широтного направления течения реки в этом районе склоны ориентированы на юг и несколько на юго-запад.

Склоны крутизной до 15—20° в своей нижней части резко обрываются почти отвесной «стеной» известняков, которую местное население называет «Суруктах Хая» («Гора с надписями») (на скалах до сих пор сохранились петроглифы каменного века). Отвесные скалы возвышаются над галечниковой поймой на 18—20 м. Через каждые 60—80 м скалы и соответственно степные участки над ними прорезаны распадками, густо заросшими кустарниками, сосной, березой, тополем. Таким образом, участки степной растительности располагаются как бы на отдельных увалах, ширина их по склону до 30—35 м. Выше находятся спелые сосновые леса со значительным обилием в подлеске *Rhododendron davuricum*. Общая площадь участков со степной растительностью около 3.5—4 га.

В описываемых степных сообществах нами отмечено 52 вида сосудистых растений, среди них 8 видов кустарников и кустарничков, причем на учетной площади 10×10 м встречается до 20—25 видов. По своей экологии они принадлежат к группе степных ксерофитов, растений скал и каменистых местообитаний (петрофитов), но доминирующую роль играют степные ксерофиты. Этот степной участок удален от местонахождения олекминского очага распространения степных сообществ (Караваев, Скрябин, 1971) по прямой, проходящей через Чара-Ленский водораздел, не менее чем на 60 км, а по долинам рек — раза в три больше. Обращает на себя внимание отсутствие ковылей, *Festuca lenensis* и многих других доминантов и субдоминантов настоящих степей, характерных для района Олекминска.

Фрагменты степных сообществ принадлежат к формации Elytrigia jacutorum. С учетом незначительности общей площади ассоциации здесь весьма разнообразны; мы их объединяем в 4 группы.

I группа. Разнотравно-злаково-пырейные ассоциации

1. Разнотравно-пырейная (Elytrigia jacutorum—Artemisia commutata—Thesium refractum—Youngia diversifolia).
2. Разнотравно-тонконогово-пырейная (Elytrigia jacutorum—Koeleria cristata—Orostachys spinosa—Alyssum lenense).
3. Разнотравно-мятликово-пырейная (Elytrigia jacutorum—Poa stepposa—Euphorbia discolor—Lychnis sibirica).

II группа. Полукустарничково-пырейные ассоциации

4. Полынно-пырейная (Elytrigia jacutorum—Artemisia gmelinii).

III группа. Кустарничково-пырейные ассоциации

5. Тимьянниково-пырейная (Elytrigia jacutorum—Thymus mongolicus).

IV группа. Закустаренные пырейные ассоциации

6. Пырейная с Astragalus fruticosus.
7. Пырейная с Cotoneaster melanocarpus.
8. Пырейная с Juniperus davurica.

Наибольшую площадь занимает разнотравно-пырейная ассоциация. Фрагменты других ассоциаций как бы вкраплены в нее небольшими островками по 20—40 м^2 или занимают место по опушкам леса.

Приводим состав и обилие растений на одной площадке, заложенной на участке разнотравно-пырейной степи. Общее покрытие 70%. Cop$_2$: *Elytrigia jacutorum*; sp: *Artemisia commutata*, *Thesium refractum*, *Youngia diversifolia*; sol: *Thalictrum foetidum*, *Hedysarum dasycarpum*, *Silene repens*, *Eritrichium sericeum*, *Galium verum*, *Thymus mongolicus*, *Orostachys spinosa*, *Allium strictum*, *Zigadenus sibiricus*, *Carex pediformis*, *Rosa acicularis*, *Linum perenne*, *Lonicera altaica*, *Campanula glomerata*, *Aster alpinus*, *Dendranthema zawadskii*. *Parmelia vagans* и накипные лишайники на камнях составляют до 5—8% покрытия, в ложбинках растут мелкие зеленые мхи. Почва легкосуглинистая, темно-серая, щебнистая; почвоведы Института биологии Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР Е. И. Петрова и А. К. Коноровский по морфологическим признакам относят ее к черноземам. В конце июля пырей достигал 100—110 см высоты, в сообществах наблюдалось дружное цветение почти всех видов. Несмотря на обилие остатков сухой травы, жизненность растений вполне удовлетворительная.

Едва ли можно сомневаться в том, что описанные участки — остатки «холодных степей» плейстоцена, имевших непосредственные связи с За-

байкальем через Верхне-Чарскую и Муйско-Куандинскую впади Они сохранились небольшими участками среди бескрайней тайги в чение тысячелетий на карбонатных породах на склонах южной экспс ции. Определенную роль в периоды голоценового наступления леса, дол› быть, сыграл и выпас многочисленных тогда диких травоядных (изю олени и др.), а возможно, и домашних животных тех неизвестных плем которые оставили свои рисунки на скалах.

СПИСОК РАСТЕНИЙ СТЕПНЫХ СКЛОНОВ В НИЗОВЬЕ Р. ТОККО

Juniperus sibirica Burgsd., *J. davurica* Pall., *Calamagrostis epig* (L.) Roth, *Limnas stelleri* Trin., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa stepr* (Kryl.) Roshev., *Bromus inermis* Leyss., *Elytrigia jacutorum* (Nevs Nevski, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Zigadenus sibiricus* (L.) A. Gray, *lium strictum* Schrad., *Thesium refractum* C. A. Mey., *Lloydia serotina* (Reichb., *Silene repens* Patr., *Lychnis sibirica* L., *Pulsatilla multifida* (P zel) Juz., *Thalictrum foetidum* L., *Alyssum lenense* Adams, *Orostachys* . *nosa* (L.) C. A. Mey., *Spiraea media* F. Schmidt, *Cotoneaster melanocar* Lodd., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Potentilla arenosa* (Turcz.) Jı *Sanguisorba officinalis* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Astragalus fruticosus* Pa *Hedysarum dasycarpum* Turcz., *Vicia multicaulis* Ledeb., *Linum pere* L. s. l., *Polygala sibirica* L., *P. hybrida* DC., *Euphorbia discolor* Ledı *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Peucedanum baicalense* (Redo C. Koch, *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC., *Schizonepeta multifida* (Briq., *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *Veronica incana* L., *Galium reale* L., *G. verum* L., *Lonicera altaica* Pall., *Patrinia rupestris* (Pall.) Du *Campanula glomerata* L., *C. dasyantha* Bieb., *C. langsdorffiana* Fisch. Trautv., *Aster alpinus* L., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *A misia commutata* Bess., *A. tanacetifolia* L., *A. gmelinii* Web. ex Stech *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Youngia diversifolia* (Ledeb.) Ledeb.

ЛИТЕРАТУРА

Караваев М. Н. (1965). Растительный покров. В кн.: Якутия. — Ка ваев М. Н., С. З. Скрябин. (1971). Растительный мир Якутии. — По няков Л. К. (1958). Даурский можжевельник в Южной Якутии. Бот. ж., 43, 6 Шелудякова В. А. (1957). Степная растительность Якутского Заполярья. Тр. Иı биол. Якутск. фил. СО АН СССР, ботаника. 3. — Cajander A. K. (1903). B räge zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasien, 1. Die luvionen des unteren Lena-Thales. Acta Soc. Sci. Fennicae, XXXII, 3.

Научно-исследовательская
мерзлотная станция
Института мерзлотоведения
Сибирского отделения АН СССР,
г. Игарка.

Получено 17 V 1976.

УДК 581.9(5]

В. И. Грубов

ШЕСТОЕ ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ [1]

V. I. GRUBOV. THE SIXTH SUPPLEMENT TO THE LIST OF FLORA OF MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

В результате обработки новых гербарных коллекций, собранн совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспе, цией за последние годы (1970—1974) и отчасти в результате критическ пересмотра старых коллекций из МНР, хранящихся в Гербарии Бота

[1] Из работ совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экс диции.

ческого института АН СССР, выявлен еще ряд видов, ранее неизвестных для территории Монгольской Народной Республики.[2] В ряде случаев, которые специально отмечены, идентификация растений была произведена сотрудниками Гербария БИН АН СССР Р. В. Камелиным, О. Л. Ловелиус и О. В. Черневой, а также сотрудником Института ботаники АН МНР Ч. Санчиром, которым автор приносит свою благодарность.

1. ***Ephedra intermedia*** Schrenk et Mey. Джунг. Гоби: Бага-Хабтак-Нуру, сев. склон под главной вершиной, ок. 1600 м, на каменистом склоне, 14 IX 1948, В. Грубов; низовья Худжиртиин-Гола в 20 км к юго-вост. от Ошигиин-Улан-Улы, по бортам сайра, 16 IX 1948, В. Грубов; р. Бодончиин-Гол в 15 км выше выхода русла на шлейф, 1600 м, на каменистом склоне; там же, по правому борту долины, выше 1600 м, на каменистом склоне, 30 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Восточносредиземный пустынный вид.

2. ***Ephedra lomatolepis*** Schrenk. Джунг. Гоби: хр. Сертэнг-Ула в 20 км от центра Алтай сомона, ок. 1600 м, по склонам на темноцветных гранитах, 2 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Казахстанский пустынный вид.

3. ***Atraphaxis bracteata*** Losinsk. 1927, Изв. Гл. бот. сада СССР, 26 : 44. Котл. озер: [зап. побережье оз. Хара-Усу], бугристые пески, 13 VIII 1930, В. Баранов. Гоби-Алтай: между хребтами Дзолен и Баян-Цаган, к югу от оз. Баян-Тухум, бугристые пески, 6 VIII 1931, Н. Иконников-Галицкий; там же, в 25—30 км к зап. от оз. Баян-Тухум, у песчаных барханов, 1 IX 1931, Н. Иконников-Галицкий. Определила О. Ловелиус. — Монгольский пустынный вид. Ранее был известен только из Внутренней Монголии (КНР).

4. ***Atraphaxis spinosa*** L. Джунг. Гоби: р. Бодончиин-Гол, ок. 1600 м, по правому борту долины на каменистом склоне, 30 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Восточносредиземноморско-переднеазиатский пустынно-степной вид.

5. ***Dianthus soongoricus*** Schischk. Джунг. Гоби: дол. Бодончиин-Гола у кол. Хара-Того-Худук, ок. 1400 м, по сев. склонам холмов, 30 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский пустынно-степной вид.

6. ***Aconitum chasmanthum*** Stapf, 1903, Holmes, Mus. Rep. Pharm. Soc. Brit. : 2. Хангай (магистр. и южн.), Гоби-Алтай (Ихэ-Богдо-Ула): на степных и луговых склонах, в зарослях кустарников, в березовых и лиственничных рощах, в пределах от степного до альпийского пояса гор. — Монгольский эндемичный лесостепной вид.

7. ***Aconitum czekanovskyi*** Steinb. Прихубс., Хэнтэй, Хангай, Монг.-Даур.: в лиственничных и березовых лесах и на их опушках, на лесных и прибрежных лугах. — Восточносибирский таежный вид.

8. ***Syrenia macrocarpa*** Vass. Джунг. Гоби: отроги гор Аргалантэ в 4 км от Убчу-Булака, ок. 1700 м, песчаное днище долины, 2 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский пустынно-степной вид, псаммофил. Новый для МНР род.

9. ***Draba oreades*** Schrenk. Монг. Алтай: Цасту-Богдо-Ула, юго-вост. склон в верховье Дзуйлин-Гола, ок. 3400 м, осоково-кобрезиевая заболоченная пустошь, 24 VI 1971, В. Грубов, Н. Улзийхутаг, Ш. Дарийма. — Алтайско-тяньшаньский альпийский вид.

10. ***Conringia planisiliqua*** Fisch. et Mey. Джунг. Гоби: хр. Байтак-Богдо, сев. макросклон, ущ. Улясту-Гола в 3—4 км выше устья, по берегу у воды, 8 IX 1948, В. Грубов. — Казахстанско-переднеазиатский пустынно-степной вид. Новый для МНР род.

11. ***Potentilla regeliana*** Th. Wolf. Монг. Алтай; лев. приток Улястей-Гола, в лиственничном лесу, 28 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский горно-лесостепной вид.

---

[2] См. «Новости систематики высших растений», 1972, 9 : 270—298; «Ботанический журнал», 1971, 56, 11 : 1641—1643; 1972, 57, 12 : 1591—1594; 1974, 59, 2 : 280—282; 1975, 60, 7 : 956—957.

12. ***Astragalus balchaschensis*** **Sumn.?** Джунг. Гоби: отроги гор Аргалантэ в 4 км от Убчу-Булака, ок. 1700 м, песчаное днище долины, 2 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский пустынно-степной псаммофил. Наш экземпляр отличается более длинным отстоящим опушением и рядом других особенностей и, возможно, представляет особую расу.

13. ***Astragalus dschimensis*** **Gontsch.** Монг. Алтай: по дороге из Бугат сомона в Алтай сомон, Гажингийн-Гол, в сухом сайре, 3 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский пустынно-степной вид. Чрезвычайно близкий вид — *A. hoangtchy* Franch. — известен из района гор Муни-Ула во Внутренней Монголии (КНР).

14. ***Astragalus luxurians*** **Bunge.** Монг. Алтай: левый приток Улястей-Гола, в лиственничном лесу, 28 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Алтайский горно-луговолесной вид, считавшийся эндемом СССР.

15. ***Caragana altaica*** **(Kom.) Pojark.** Гоби-Алтай: хр. Хуран-Ханын-Нуру, по склонам на выходах конгломератов, 28 VI 1970, Т. Попова; хр. Ихэ-Богдо, на щебнисто-каменистых склонах сев. и вост. экспозиций, 23 VII 1971, Ч. Санчир. Определил Ч. Санчир. — Алтайско-саянский горно-степной вид.

16. ***Viola brachysepala*** **Maxim.** Прихинг.: в 2—3 км к юго-зап. от Нумургийн-Гола и в 4—5 км к юго-зап. от Халзан-Улы, разнотравный луг по днищу лощины, 8 VIII 1949, А. Юнатов. — Маньчжурский лесной вид.

17. ***Viola sacchalinensis*** **Boissier.** Хэнтэй: верховье р. Кирана в 20 верстах от Троицкосавска (г. Кяхта), 30 VIII 1924, П. Михно. — Маньчжурско-сибирский таежный вид.

18. ***Viola variegata*** **Fisch.** Прихубс. вост.: левобережье Аригийн-Гола в 6 км выше Цаган-Ур сомона, Цэгцэр-Унциг-Ула, склон южн. экспозиции, на скалах, 26 VII 1972; там же, в 7 км выше Цаган-Ур сомона, Ульдзит-Ула, южный склон, на степном каменистом склоне, под навесом камней, 27 VII 1972, В. Грубов и др. — Маньчжурский петрофильный вид.

19. ***Onosma transrhymnense*** **Klok.** Котл. озер: сев. предгорья хр. Хан-Хухэй, мелкосопочная равнина у Цаган-Усу, 1380 м, осочково-тырсовая степь на южном шлейфе холма, 22 VII 1974, Д. Банзрагч, З. Карамышева и др. Определил Р. Камелин. — Сибирский степной вид. Этот род ранее не указывался для флоры МНР.

20. ***Artemisia subdigitata*** **Mattf.** 1926, Feddes Repert. 22 : 243. Гоби-Алтай: в 8 км к юго-вост. от центра Тост сомона близ Хугшу-Ула, в ущелье, 28 VI 1974, Е. Волкова и Е. Рачковская. — Западнокитайский полусорный вид.

21. ***Echinops nanus*** **Bunge.** Джунг. Гоби: дол. Бодончиин-Гола в 15 км вверх от выхода на шлейф, ок. 1600 м, на горном склоне, 30 VI 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. — Джунгарский пустынный вид.

22. ***Jurinea chaetocarpa*** **Ledeb.** Джунг. Гоби: отроги гор Аргалантэ в 4 км от Убчу-Булака, ок. 1700 м, песчаное днище долины, 2 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт. Определила О. Чернева. — Джунгарский пустынно-степной псаммофил. До сих пор в Монголии был известен только один вид из обширного рода наголоваток *J. mongolica* Maxim. (*J. potaninii* Iljin была описана напрасно и должна быть отнесена к безусловным синонимам *J. mongolica* Maxim.).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1976.

УДК 576.312.321.38 : 511.1 : 581.9 : 582.683.2 (571.65)

А. Н. Беркутенко

EUTREMA EDWARDSII R. BR. И *THLASPI KAMTSCHATICUM* KARAV. *(CRUCIFERAE)* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

A. N. BERKUTENKO. *EUTREMA EDWARDSII* R. BR. AND *THLASPI KAMTSCHATICUM* KARAV. (*CRUCIFERAE*) ON THE SOVIET FAR EAST

Сделаны уточнения и исправления ареалов *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. Указание *E. edwardsii* для о. Медного (Командорские о-ва) было основано на неверном определении гербарного экземпляра, принадлежащего *T. kamtschaticum*. На картосхемах обозначены достоверные местонахождения *E. edwardsii* на юге Магаданской области и *T. kamtschaticum* на территории Магаданской и Камчатской областей.

Изучая коллекции представителей сем. *Cruciferae* в Гербариях Ленинграда (LE), Москвы (MHA, MW), Владивостока (Vla), мы обнаружили, что необходимо уточнить распространение двух видов этого семейства на территории советского Дальнего Востока.

Во «Флоре СССР» Н. А. Буш (1939 : 34) так характеризует распространение циркумполярного аркто-альпийского вида *Eutrema edwardsii* R. Br. на исследуемой нами территории: «Дальн. Восток : Камч.». Во «Флоре Сибири и Дальнего Востока» Бушем (1913) цитируются гербарные экземпляры, на основании которых приводятся виды для того или иного региона. Здесь на стр. 131 читаем об *E. edwardsii*: «Камч. Команд., о. Медный, Мороз.». Польский геолог Ж. М. Морозевич передал для определения Б. А. Федченко коллекцию растений (170 видов), собранных преимущественно на о. Медном в конце июня—начале сентября 1903 г. На основании этого гербария, а также более ранних сборов других исследователей Федченко (Fedtschenko, 1906) опубликовал «Flora des îles du Commandeur», где *E. edwardsii* приводится для двух пунктов, на о. Медном: «1. entre Karabelnoie et Sierodka, 13 VII ; 2. entre Preobrajenskoie et Vasilievskoie, 8 VII 1903 (Morozevicz!)». Эти данные Федченко использовал Хультен (Hultén, 1928), указав *E. edwardsii* для о. Медного в своей «Flora of Kamtschatka and the adjacent islands», и В. Л. Комаров (1929) во «Флоре полуострова Камчатки». Однако уже во «Flora of the Aleutian islands and westernmost Alaska peninsula with notes on the flora of Commander islands» Хультен (1960) не указал *E. edwardsii* для о. Медного. Растения, собранные Морозевичем и определенные Федченко как *E. edwardsii*, Хультен переопределил и отнес их к *Arabis lyrata* L. ssp. *kamtschatica* (Fisch.) Hult. С этим мнением не согласился В. Н. Васильев (1957), и во «Флоре и палеографии Командорских островов» он вновь цитирует эти образцы как *E. edwardsii*.

Что же представляют собой эти растения в действительности? К сожалению, нам не удалось отыскать гербарный экземпляр, собранный Морозевичем в первом пункте, «entre Karabelnoie et Sierodka», возможно, что он находится в Кракове. Цитируемый Федченко образец из второго пункта «entre Preobrajenskoie et Vasilievskoie» находится в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE). Мы приводим здесь фотографию этого растения (рис. 1; см. вкл.). Его нельзя отнести ни к *E. edwardsii*, ни к *A. lyrata* ssp. *kamtschatica*. Это — *Thlaspi kamtschaticum* Karav. Данный вид хорошо отличается от *E. edwardsii* и *A. lyrata* ssp. *kamtschatica* габитуально, по форме плодов, длине столбиков и другим признакам, в частности по строению нектарников. *A. lyrata* ssp. *kamtschatica* наряду с боковыми нектарниками имеет два хорошо развитых трехбугорчатых медианных, у *E. edwardsii* они в виде маленьких бугорков, а у *T. kamtschaticum* есть только боковые нектарники, медианные же отсутствуют.

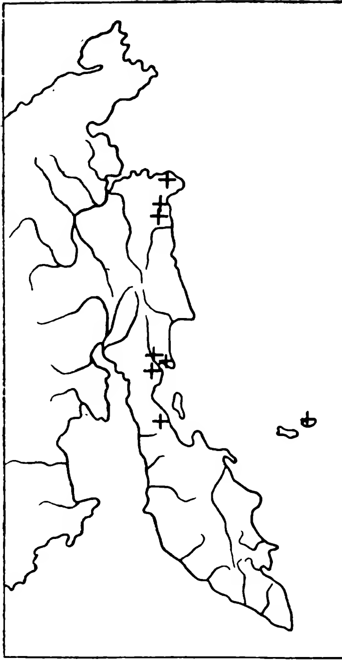
Старые сборы Морозевича недавно дополнены новыми находками этого вида. Перечислим их: «Магаданская область, Беринговский р-н: бухта Угольная, песчаный склон морской террасы, у снежника, обильно; галечник горного ручья, единично, конец июля, 1974, Б. А. Юрцев, А. К. Сытник, (LE); окр. пос. Майнопылгино, песчано-галечная коса, VII 1974, А. Н. Полежаев; долина р. Кокуй, галечник VIII 1975, А. Н. Полежаев, Гербарий Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (г. Магадан). Камчатская область, Олюторский р-н: побережье залива Корфа, окр. пос. Култушное, скалистая вершина одного из отрогов г. Пипивитхан, среди камней на мелком продукте выветривания, 1960, А. Е. Катенин, В. А. Гаврилюк (LE) (Sub *T. exauriculatum* Kom.); п-ов Говена близ его основания, галечник реки, 1974, 1975, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч (Vla); окр. пос. Тиличики, 15 VIII 1960, К. Д. Степанова (Vla) (sub *E. edwardsii*). Все эти местонахождения, включая и locus classicus (верховье р. Панкара, щебнистый склон горы) 17 VIII 1930, П. Т. Новограбленов (MW), относятся к Корякскому нагорью.

Произрастание *T. kamtschaticum* на о. Медном является еще одним доказательством океанической природы этого вида в отличие от континентальной среднеазиатско-сибирской *T. cochleariforme* DC.,[1] от которой, по мнению Б. А. Юрцева (Толмачев, Юрцев, 1975), произошла ярутка камчатская. М. Н. Караваев (1965) считает близкородственными *T. kamtschaticum* еще 2 вида: сахалинскую *T. exauriculatum* Kom. и североамериканскую *T. arcticum* Porsild. По нашему мнению, к этой же группе родства относится и *T. japonicum* H. Boiss., произрастающая на о. Хоккайдо. Хранящийся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (Vla) единственный экземпляр этого редкого вида («Хоккайдо, 16 VIII 1926, M. Nakai») имеет стеблевые листья с немного закругленными ушками, тонкий ползучий корень, хотя в описании (Ohwi, 1965) для него указывается короткий каудекс. Вероятно, этот вид изменчив. Для установления степени родства между всеми перечисленными видами *Thlaspi* требуется большое количество материала по каждому из них.

Приводим карту распространения *T. kamtschaticum* (рис. 2). Таким образом, все приведенные нами сведения о распространении *E. edwardsii* на Командорских островах (в том числе и последнее в вып. 7 «Арктической флоры СССР») следует признать ошибочными, основанными на неверном определении вида. Т. В. Плиева (1975) приводит *E. edwardsii* для Курильских о-вов. Материалами, хранящимися в гербариях Москвы, Ленинграда, Владивостока и на Сахалине, это не подтверждается. Однако, принимая во внимание, что на северных Курилах встречается ряд арктических видов (среди них из сем. *Cruciferae* аркто-монтанный вид *Parrya nudicaulis* (L.) Regel на о-вах Парамушир и Шумшу), мы не исключаем возможности произрастания на этих островах и такого тундрового вида, как *E. edwardsii*. Неясным остается характер распространения *E. edwardsii* и в Камчатской области. Из устного сообщения С. С. Харкевича нам стало известно, что *E. edwardsii* была собрана им и Т. Г. Буч на Корякском нагорье в Пенжинском р-не в окр. с. Манилы в середине июля 1975 г. Другое известное местонахождение — р. Анауна в Центральной Камчатке — является далеко оторванным от предыдущего. Оно приводится Хультеном (Hultén, 1928) и Комаровым (1929) на основании сборов участника шведской экспедиции на Камчатку Малеза. О достоверности этого указания мы судить не можем, так как не видели гербарных образцов из этого пункта, хранящихся, вероятно, в Стокгольме. Комаров (1929) считал, что на северной Камчатке *E. edwardsii* должна быть обычным видом. В его сборах на Южной и Центральной Камчатке этот вид отсутствует. Необходим дополнительный материал из Камчатской об-

---

[1] Виденный нами в Гербарии Московского университета образец: «*Thlaspi montanum* L. № 128769 ex herb. Nasarovii Ajan 1828 Turczaninow» относится к *T. cochleariforme*. Пос. Аян, где собрал его Н. С. Турчанинов в 1828 г., находится не в Хабаровском крае, а в Иркутской области.



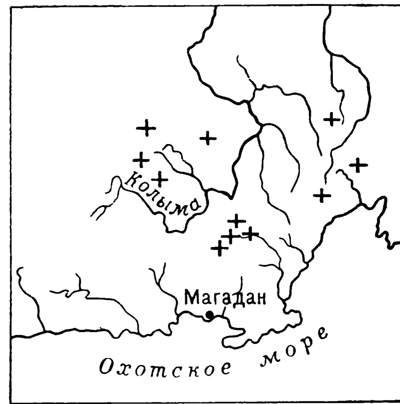


Рис. 3. Распространение *Eutrema edwardsii* R. Br. на юге Магаданской области.



Рис. 2. Ареал *Thlaspi kamtschaticum* Karav.

ласти для выяснения южной границы распространения *E. edwardsii* на Дальнем Востоке.

В заключение целесообразно привести карту известных местонахождений *E. edwardsii* на юге Магаданской области (рис. 3), поскольку распространение этого вида на Колымском нагорье не отражено ни на карте общего ареала *E. edwardsii* у Хультена (Hultén, 1928), ни в «Арктической флоре СССР». Основой для ее составления послужили следующие гербарные образцы: Сусуманский район, 5 км на юг от пос. Озерки и 200 м от автотрассы, надпойменная терраса, березняково-ивняковая мохово-лишайниковая тудра, 16 VII 1957, Г. П. Грязев (MW); щебнистый участок прирусловой поймы р. Буркандья, в 10 км от поселка, 16 VII 1971, Е. Поспелова (MW). Следующие образцы хранятся в Гербарии Института биологических проблем Севера (г. Магадан): Хасынский р-н: 142 км Центральной трассы, пойма Олы, 3 IX 1973, А. П. Хохряков; пос. Эликчан, верховье р. Ямы, моховой берег речной протоки, 20 VII 1969, А. П. Хохряков, М. Т. Мазуренко (МНА); 246 км основной трассы, ручей Гипотетический, осоково-моховая тундра, IX 1973, А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко; Ольское плато, водораздел левого притока Олы и истока Малтана, 5 IX 1970, А. П. Хохряков, Б. А. Юрцев; Северо-Эвенский р-н: р. Большая Ауланджа, на осыпи на выс. 600 м, 24 VII 1973, А. П. Хохряков; р. Правая Хадаранджа, влажный лужок, 30 VI 1972, А. П. Хохряков, Г. Л. Антропова; окр. пос. Кедон, на осыпи, 2 VIII 1974, А. П. Хохряков; Омсукчанский р-н: перевал Галимый, лужайка у ручья, 7 VIII 1972, А. П. Хохряков. Среднеканский р-н: р. Ясачная напротив устья Субканьи, сырая щебенка у основания сопки, 13 VII 1975, А. П. Хохряков. Якутская АССР, Момский р-н, окр. озера Дарпир, приречный галечник, 26 VI 1974, А. П. Хохряков, М. Т. Мазуренко.

ЛИТЕРАТУРА

Б у ш Н. А. (1913). Род *Eutrema* R. Br. Флора Сибири и Дальнего Востока, I. — Б у ш Н. А. (1939). Род *Eutrema* R. Br. Флора СССР, VIII. — В а с и л ь е в В. Н. (1957). Флора и палеография Командорских островов. — К а р а в а е в М. Н. (1965).

Новый вид *Thlaspi* L. из Камчатки. Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета, 83. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 2. — Плиева Т. В. (1975). Род *Eutrema* R. Br. Арктическая флора СССР, 7. — Толмачев А. И., Б. А. Юрцев. (1975). Род *Thlaspi* L. Арктическая флора СССР, 7. — Fedtschenko B. (1906). Flore des iles du Commandeur. — Hultén E. (1928). Flora of Kamtschatka and the adjacent islands. . ., 2. — Hultén E. (1960). Flora of the Aleutian islands. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and Neighbouring Territories. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan.

Институт
биологических проблем Севера
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Магадан.

Получено 17 V 1976.

УДК 581.116 : 58 : 581.543

А. Т. Рахманина

ТРАНСПИРАЦИЯ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

A. T. RAKHMANINA. TRANSPIRATION IN PLANTS OF DIFFERENT PHENOLOGICAL TYPES

Приводятся некоторые данные о связи интенсивности транспирации растений и ее сезонной динамики с их годичным ритмом развития — феноритмотипом. Вечнозеленые, летне-зимнезеленые и летнезеленые растения обладают разным уровнем интенсивности транспирации. Последняя в значительной степени определяется их биологическими свойствами, а именно — принадлежностью к тому или иному фенологическому типу.

Изучению воздействия среды на водный режим растений посвящено много исследований (см. сводки: Библь, 1965; Вальтер, 1968, 1974, 1975), но совсем немного работ о влиянии биологических особенностей растений на их водный режим (Благовещенский, 1931; Свешникова, Заленский, 1956; Горшкова, 1966, 1971; Паутова, 1970).

Как показали данные, полученные нами в Субарктике (Рахманина, 1970, 1974, 1975), особенности водного режима растений определяются не только их анатомо-морфологической структурой и принадлежностью к тем или иным жизненным формам, но также продолжительностью жизни листового аппарата (длительностью периода сохранения зеленых листьев). Установлено, что у видов, имеющих одинаковую длительность жизни ассимиляционного аппарата, близки величины и ход сезонных изменений оводненности тканей, фракционного состава воды, осмотического давления всего выжатого клеточного сока. В этом отношении можно выделить ряд групп. Как правило, в каждую группу входят растения разных типов жизненных форм и различного систематического положения. Чтобы проверить эти данные и выводы в других физико-географических условиях, мы провели в 1970 г. наблюдения за одним из показателей водного режима — интенсивностью транспирации — у некоторых растений в питомнике Ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде. Было выбрано 9 видов, различающихся по длительности жизни листового аппарата, имеющих разные типы годичного развития — феноритмотипы (Шулькина, 1969).

Фенологические типы растений (феноритмотипы) «объединяют растения со сходными длительностью и сроками начала и конца вегетации, а также с одинаковым направлением смен основных фенологических состояний — вегетации и покоя» (Борисова, 1972 : 7).

Были взяты растения трех феноритмотипов — вечнозеленые, летне-зимнезеленые и летнезеленые — из посадок разных лет и разных местообитаний. Вечнозеленые: *Iberis sempervirens* [1] — кустарник (из Главного ботанического сада, Москва); *Dryas octopetala* [2] — факультативно-вечнозеленый кустарничек (из Франции); *Saxifraga caespitosa* [2] — факультативно-вечнозеленый травянистый многолетник — суккулент (из Эстонии). Летне-зимнезеленые — *Allium galanthum* — травянистый многолетник (из Центрально-Казахстанского мелкосопочника — ЦКМ); *Aster alpinus* — травянистый многолетник (из Северного Казахстана); *Festuca sulcata* — дерновинный злак (ЦКМ). Летнезеленые: *Spiraea hypericifolia* — кустарник (ЦКМ); *Convallaria majalis* — травянистый многолетник (западные районы СССР); *Platycodon grandiflorus* — травянистый многолетник (советский Дальний Восток).

Наблюдения проводились дважды в месяц в течение июня и 4 раза в июле и августе 1970 г. Изучаемые растения в течение лета не поливались.

Для определения транспирации был использован метод быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950).

Мы учитывали основные фазы роста растений: его начало, разгар роста, окончание (за исключением *Convallaria majalis*, рост надземных побегов которого закончился в начале июня). У всех растений мы брали полностью сформированные листья — у летнезеленых — 3—5 листьев нижнего, среднего и верхнего ярусов, у летне-зимнезеленых — 2-й или 3-й лист от верхушки побега, у вечнозеленых — листья верхнего яруса. У летне-зимнезеленых растений мы отдельно анализировали листья весенне-летней и летне-осенней генераций. У вечнозеленых растений отдельно учитывались листья, сформировавшиеся в прошлые годы, и листья данного вегетационного периода.

Весна 1970 г. была несколько более теплой, чем обычно, и влажной — средняя месячная температура воздуха в мае составляла 13.9°, осадков выпало 85.6 мм. Лето было довольно сухим, теплым и солнечным, особенно вторая половина его. Наиболее теплые дни отмечены в середине и конце июля, а также во второй половине августа. Осадков было немного — в июне 58.5, в июле 27, в августе 44.7 мм.

Температура и относительная влажность воздуха в дни наблюдений приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Среднедневная температура и относительная влажность воздуха в питомнике в парке Ботанического института АН СССР (1970 г.)

	t°, C	r, %		t°, C	r, %
18 VI	15.1	62.0	27 VII	22.8	67.0
25 VI	16.2	62.0	4 VIII	14.1	84.0
10 VII	19.8	63.3	18 VIII	17.8	61.5
25 VII	21.6	56.3	20 VIII	18.4	72.0
26 VII	24.1	46.6	21 VIII	21.6	57.0

Каждая выделенная нами группа растений обладает характерным для нее уровнем интенсивности транспирации, как минимальным и максимальным, так и средним за вегетационный сезон. Как видно из табл. 2, вечнозеленые растения расходуют влаги менее всего (330—530 мг/г сыр. веса/час), летнезеленые — больше других групп (800—980 мг/г час).

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР».

[2] В условиях Ленинградской области в питомнике Ботанического сада АН СССР у этих видов в теплые зимы все листья сохраняются более одного года (Шулькина, 1969).

Летне-зимнезеленые растения занимают промежуточное положение (350—650 мг/г час) между ними.[3] По расходу воды они стоят ближе к вечнозеленым. Таким образом, несмотря на различный морфологический облик растений разных видов, транспирация их оказывается сходной.

Следует отметить, что по расходу воды на испарение летне-зимнезеленые и особенно вечнозеленые растения Ботанического сада сходны с некоторыми вечнозелеными и летне-зимнезелеными видами Крайнего Севера (Рахманина, 1970), Памира (Свешникова, 1962; Измайлова, 1969), Молдавии (Гейдеман, 1969) и Казахстана (Бобровская, 1968).

У северных вечнозеленых растений нам также удалось уловить различия в скорости расходования влаги листьями разного возраста (Рахманина, 1970). У изученных в Ботаническом саду растений также обнаружено, что листья разного возраста испаряют различное количество

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации растений разных феноритмотипов

Вид	Транспирация (мг/г сыр.веса в час)		
	минимальная	максимальная	средняя за сезон
Факультативно-вечнозеленые			
Dryas octopetala	210	480	330
Saxifraga caespitosa	168	528	400
Вечнозеленые			
Iberis sempervirens	196	810	530
Летне-зимнезеленые			
Allium galanthum	212	484	350
Aster alpinus	290	660	450
Festuca sulcata	348	826	650
Летнезеленые			
Platycodon grandiflorus	560	1080	800
Convallaria majalis	516	1346	800
Spiraea hypericifolia	720	1614	980

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность транспирации листьев разного возраста у растений различных феноритмотипов (средние данные за сезон)

Вид	Транспирация (мг/г сыр. веса в час)	
	листья, развившиеся в текущем вегетационном периоде	листья, возникшие в прошлые годы
Факультативно-вечнозеленые		
Dryas octopetala	456	258
Saxifraga caespitosa	500	303
Вечнозеленые		
Iberis sempervirens	870	196
	Листья, сформированные в разные сезоны	
Летне-зимнезеленые	весенне-летней генерации	летне-осенней генерации
Allium galanthum	229	435
Aster alpinus	350	451
Festuca sulcata	500	810

[3] Положение летне-зимнезеленых растений в ряду феноритмотипов по интенсивности транспирации может послужить некоторым подтверждением мнения Б. П. Степанова (1968), что они являются промежуточным звеном в эволюционном процессе становления годичного ритма развития.

влаги: у всех вечнозеленых растений листья, образовавшиеся в данный вегетационный период, транспирируют в 1.5—2 раза больше, чем листья, появившиеся в прошлые годы (табл. 3). Листья летне-зимнезеленых растений разного возраста также различаются по расходу воды. Более молодые листья летне-осенней генерации тратят воды больше.

Можно сделать вывод, что растения разных феноритмотипов различаются по интенсивности расходования воды. Растения, имеющие длительный период сохранения зеленых листьев (максимальную длительность жизни листового аппарата и медленный рост), хорошо приспособлены к удержанию воды в своих тканях — они экономно расходуют ее. У вечнозеленых растений наиболее низкий уровень транспирации, а летнезеленые растения значительно хуже удерживают воду — у них самая интенсивная транспирация. Отчетливые различия между растениями разных феноритмотипов существуют и в величинах транспирации в течение всего вегетационного периода (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Интенсивность транспирации растений разных феноритмотипов в течение вегетационного периода (мг/г сыр. веса в час)

Вид	18 VI	25 VI	10 VII	25 VII	26 VII	27 VII	4 VIII	18 VIII	20 VIII	21 VIII
Факультативно-вечнозеленые										
Saxifraga caespitosa (листья, развившиеся в данном вегетационном периоде)	515	444	437	393	375	355	305	284	284	
Летне-зимнезеленые										
Aster alpinus	544	520	518	500	450	440	325	397	440	460
Летнезеленые										
Convallaria majalis	944	960	898	910	816	822	700	688	731	
Platycodon grandiflorus	850	870	810	805	1075	807	674	772	823	760

В табл. 4 приведены данные об интенсивности транспирации в 9 часов утра.

Утренние часы являются, как правило, наиболее приемлемыми для сравнения, так как растения в это время имеют нормальную оводненность тканей, а транспирация происходит в благоприятных условиях, не нарушаемых резкими дневными изменениями погоды.

У вечнозеленых растений изменения интенсивности транспирации за период вегетации незначительны; летнезеленые характеризуются энергичным расходом влаги в начале лета и постепенным понижением его к осени; по интенсивности транспирации в течение периода вегетации летне-зимнезеленые растения ближе к вечнозеленым, но у них наблюдается небольшое повышение ее к осени.

Очевидно, можно говорить о связи водного режима растений с фенологическим типом.

ЛИТЕРАТУРА

Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Благовещенский А. В. (1931). К вопросу о влиянии окружающих условий на величину осмотического давления. В кн.: К 25-летию научно-педагогической и общественной деятельности Б. А. Келлера. Воронеж. — Бобровская Н. И. (1968). Краткая характеристика водного режима некоторых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 53, 10. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. Полевая геобот. IV. — Вальтер Г. (1968, 1974, 1975). Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика, I, II, III. — Гейдеман Т. С. (1969). Буковая дубрава Молдавской ССР. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Горшкова А. А. (1971). Экология флоры Забайкалья. — Иванов Л. А., А. А. Силина, Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., 35, 2. — Измай-

л о в а Н. Н. (1969). Водный режим растений альпийского пояса Восточного Памира. Автореф. канд. дисс. Л. — П а у т о в а В. Н. (1970). Транспирация растений лесных и степных сообществ на большом Ушканьем острове (оз. Байкал). Автореф. канд. дисс. Иркутск. — Р а х м а н и н а А. Т. (1970). Водный режим растений. В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л. — Р а х м а н и н а А. Т. (1974). Эколого-физиологические особенности растений разных феноритмотипов в Субарктике (на примере их водного режима). В кн.: Биологические проблемы Севера. VI симпозиум, 3, Якутск. — Р а х м а н и н а А. Т. (1975). О водном режиме растений разных феноритмотипов в восточноевропейской лесотундре. В кн.: Сезонное развитие природы. М. — С в е ш н и к о в а В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Памирской биол. станции Бот. инст. АН Тадж.ССР, XIX. — С в е ш н и к о в а В. М., О. В. З а л е н с к и й. (1956). Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана. В кн.: Вопросы географии. Сб. статей для XVIII Междунар. геогр. конгресса. М.—Л. — С т е п а н о в Б. П. (1968). Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья. Бюлл. МОИП, отд. биол., XXIII, 5. — Ш у л ь к и н а Т. В. (1969). Типы фенологического развития травянистых растений в Ботаническом саду Ботанического института Академии наук СССР. Бот. ж., 54, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 29 XII 1975.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА УРАНОВА (12 I 1901—14 X 1974)

T. G. DERVIZ-SOKOLOVA, L. A. ZHUKOVA, I. S. MIKHAILOVSKAYA, T. I. SEREBRYAKOVA, N. I. SHORINA. IN MEMORIAM ALEKSEI ALEKSANDROVICH URANOV (12 I 1901—14 X 1974)

Ботаническая наука понесла тяжелую потерю. 14 октября 1974 г. ушел из жизни Алексей Александрович Уранов, выдающийся советский ботаник, заведующий кафедрой ботаники Московского педагогического института имени В. И. Ленина, старейший член (с 1937 г.) Московского общества испытателей природы, бывший вице-президент Всесоюзного Ботанического общества и председатель Московского отделения этого общества, замечательный организатор и воспитатель многих поколений ботаников. Вся жизнь Алексея Александровича была отдана служению науке и делу народного просвещения. Отечественная геоботаника обязана ему созданием теории сопряженности видов в растительных сообществах и развитием учения о ценопопуляциях, ставшего в последние годы широко известным как у нас в стране, так и за рубежом. Ученики Алексея Александровича — ученые и учителя школ — работают сейчас во всех уголках Советского Союза; в большинстве педагогических институтов и многих университетах преподают ботанику его бывшие аспиранты.

А. А. Уранов родился 25 (12) I 1901 г. в Пензе. Уже в юношеские годы он увлекся ботаникой и под руководством своего учителя И. И. Спрыгина провел первое самостоятельное исследование об ивах Пензенской губернии. Поступив в 1922 г. в Среднеазиатский государственный университет и одновременно работая в Ташкентском ботаническом саду, А. А. попадает в коллектив талантливых ботаников, оказавших большое влияние на формирование его разносторонних научных интересов. Это — П. А. Баранов, А. В. Благовещенский, В. Д. Дробов, Е. П. Коровин, М. В. Культиасов, М. Г. Попов, И. А. Райкова и другие, ставшие впоследствии крупными учеными. В этом же году А. А. продолжил образование в Московском университете и специализировался в области фитоценологии под руководством В. В. Алехина, организатора кафедры геоботаники в МГУ. Талантливый ученик и последователь Алехина, Уранов в течение всей жизни развивал и обогащал своими исследованиями теоретические положения московской геоботанической школы.

После окончания университета А. А. одновременно работал научным сотрудником Научно-исследовательского института ботаники МГУ и Музея Центрально-Промышленной области. Начиная со студенческих лет, он участвовал во многих геоботанических экспедициях по Московской, Нижегородской (ныне Горьковской) и Оренбургской областям, по Средневолжскому краю. Он принимал самое активное участие в выделении территорий Наурзумского и Жигулевского заповедников, в описании и картировании их растительного покрова. Богатые материалы полевых исследований этих лет легли в основу последующих этапов научного творчества Алексея Александровича, его размышлений, поисков новых

подходов к исследованиям в области фитоценологии, оригинальных теоретических концепций.

В 1928 г. А. А. Уранов был приглашен Л. М. Кречетовичем на кафедру ботаники 2-го МГУ, ставшего впоследствии Московским педагогическим институтом им. В. И. Ленина (МГПИ). Здесь Уранов проработал до конца своей жизни сначала ассистентом, с 1930 г. — доцентом, с 1952 г. — заведующим кафедрой ботаники. В 1960 г. ему было присвоено звание профессора.

За годы научной деятельности А. А. Урановым было опубликовано более 70 работ по различным вопросам фитоценологии и научно-методических книг — учебников, пособий, программ вузов. А. А. пользовался огромным уважением ботанической общественности страны как один из крупных ученых-фитоценологов.

С первых работ его отличают глубина и широта научных обобщений, разносторонний биологический подход, сочетаемый с применением математических методов в геоботанике. Одним из первых А. А. Уранов заложил основы математического моделирования при описании растительного покрова. Серия статей Уранова (1925—1929) была посвящена описанию растительности бывших Пензенской и Нижегородской губерний. Эти исследования закончились составлением карт их современного и восстановленного растительного покрова (1935). Остались до сих пор неопубликованными многочисленные экспедиционные дневники, представляющие огромный интерес, так как в них описываются главным образом не существующие ныне участки степной и лесостепной растительности, а также потому, что они послужили основой для разработки сложнейших вопросов геоботаники, как теоретических, так и методических. Еще одним направлением научных изысканий Алексея Александровича были теоретические обоснования методики геоботанических исследований. В одной из первых работ «Материалы к фитосоциологическому описанию заповедной степи Пензенской губернии в связи с законом константности» Уранов дал детальный анализ понятий обилия видов, их истинного покрытия, размещения особей. Автор сумел убедительно показать, что биологические закономерности структуры фитоценоза существуют независимо от методов их учета и субъективных результатов. В последующих работах он продолжал совершенствовать методики количественного учета, считая, что статистическая достоверность необходима при использовании любых методов. В 1933 г. он осуществляет статистическую обработку показателей обилия видов, полученных с помощью метода Друде, широко применяемого в геоботанике. В результате в 1935 г. им была предложена уточненная шкала этого метода. В качестве объективного критерия для оценки обилия видов А. А. использовал среднее наименьшее расстояние между центрами особей. Применение этих поправок сделало сравнимыми результаты оценок обилия разными авторами, а сам метод Друде стал, таким образом, более универсальным. В 1936 г. выходит еще одна работа А. А. Уранова, посвященная методическим проблемам, «Методика обработки описаний растительного покрова». В последующие годы он постоянно интересуется вопросами методики. В курсах геоботаники, читавшихся им в МГУ и МГПИ в течение 20 лет, всегда выделялся большой раздел, посвященный критическому обзору методов геоботанического учета; к этим вопросам он неоднократно возвращался в руководствах по полевой практике и курсовым работам. В этом направлении в его научном творчестве последней была концепция зависимости числа видов от размеров площади ценоза. Интересуясь этой сложной проблемой геоботаники еще с 20-х годов, А. А. отвергал чисто эмпирический подход своих предшественников, считая принципиально неверной трактовку размещения особей в ценозе как явления, основанного на случайности. В 1966 г. им была выдвинута гипотеза пропорциональности разнообразия видов разнообразию абиотических и биотических условий существования.

На основании показателей предела видовой насыщенности площади облигатной встречаемости и площади полувыявления Урановым была

предложена математическая модель зависимости числа видов от площади ценоза. Она оказалась применимой к любой растительной ассоциации.

В 1935 г. впервые была опубликована теория сопряженности, предложенная Урановым. Она рассматривает закономерности межвидовых взаимоотношений в естественных растительных сообществах. Под сопряженностью автор понимал взаимозависимое изменение количества одного вида (подчиненного) при изменении количества другого вида (действующего). Использование количественных оценок обилия, встречаемости (впоследствии микровстречаемости), веса или проективного покрытия пары видов на серии площадок в данном ценозе позволили Уранову дать обобщенные кривые сопряженности. По ним и было выделено 5 типов сопряженности: положительная, отрицательная, нейтральная, двузначная и сложная. Одновременно автор ввел такие понятия, как коэффициент воздействия на среду, коэффициент свободного развития, и другие.

Располагая виды по возрастанию коэффициента воздействия, можно построить ряды конкурентной напряженности в пределах ценоза. Последние позволяют установить, что в естественных растительных сообществах растения редко достигают предельного обилия, за которым следует их убыль от внутривидовой конкуренции. Обилие вида, по мнению А. А. Уранова, лимитируется не плотностью населения данного вида, достижимой в данных экологических условиях, а совокупностью конкурентных воздействий всех других элементов ценоза. Уже в этой работе фитоценоз рассматривается Урановым как единая система взаимодействующих растительных организмов («живых тел»), которую можно описывать математическими методами. Итак, в 30-е годы А. А. Уранов вплотную подошел к методу математического моделирования, который стал широко использоваться в отечественной биологии лишь в 50—60-е годы.

В 1956 г., развивая эту теорию, А. А. предлагает первое уравнение сопряженности, применимое ко всем пяти ее типам. Справедливость его подтверждена многочисленными полевыми данными. В 1968 г. им был разработан новый вариант уравнения. Последнее уравнение сопряженности было основано на теоретическом представлении о частоте совпадений минимальных фитогенных полей действующего и подчиненного видов.

Теория фитогенного поля (1965, 1968, 1975) — еще один серьезный вклад Уранова в теоретическую геоботанику. Под фитогенным полем он предложил понимать «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения».

Сравнивая фитогенное поле и физические поля (термические, световые и др.), Уранов подчеркивал, что в пределах фитогенного поля напряженность мозаична, она изменяется скачкообразно. Это зависит от автономности отдельных частей особи, особенно у вегетативно-подвижных растений, и ограниченности радиуса действия активных органов растения. Изменчивость фитогенного поля была рассмотрена Урановым не только в пространственном, но и во временно́м отношениях. Основными причинами, вызывающими изменения напряженности фитогенных полей, он считал следующие: 1) изменения внешних условий существования; 2) внутренний, наследственно закрепленный ритм развития растений; 3) возрастные изменения растений.

В 50—60-е годы под руководством А. А. Уранова развертывается серия работ, посвященных изучению большого жизненного цикла и структуры ценопопуляций многочисленных видов цветковых растений. Начало этому направлению было положено монографией Т. А. Работнова (1950), предложившего оригинальную периодизацию жизненного цикла многолетних растений. Уранов значительно расширил и углубил круг вопросов, связанных с этим новым направлением геоботаники. В 1960 г. он разрабатывает проблему уровня жизненного состояния вида в ценозе. Им было блестяще доказано, что показателями жизненного состояния ценопопуляций являются, во-первых, темпы развития особей, во-вторых, устойчивость вида в сообществе и, в-третьих, мощность ценопопуляции.

Для многих растительных сообществ максимальная мощность ценопопуляции достигается при некоторой средней, оптимальной численности особей. Часто этому соответствуют и ускоренные темпы развития на восходящей части онтогенеза, и нормальный вариант возрастного спектра, обеспечивающий самоподдержание ценопопуляции. Таким образом, была установлена постоянная корреляция между характером возрастного спектра ценопопуляции, ее мощностью и скоростью прохождения большого жизненного цикла.

Впервые под руководством А. А. Уранова были изучены большие жизненные циклы вегетативно-подвижных растений (работы М. С. Снаговской, 1964, 1965; О. В. Смирновой, 1967, 1974; А. А. Донсковой, 1968; Е. И. Курченко, 1972; Г. А. Ломакиной, 1974). Были разработаны оригинальные методики подсчета числа особей разных возрастных состояний для длинно- и короткокорневищных, столонообразующих и других вегетативно-подвижных травянистых многолетников.

До последних дней А. А. продолжал совершенствовать периодизацию большого жизненного цикла, ввел новые индексы и названия (1975).

Основываясь на многообразии жизненных форм и фитоценотической приуроченности изученных видов, А. А. Уранов совместно со своей аспиранткой О. В. Смирновой в 1969 г. разработали подробную классификацию фитоценопопуляций. В ее основу было положено представление о развитии ценопопуляций во времени. Это позволило выделить классы в пределах инвазионного, нормального и регрессивного типов ценопопуляций, предложенных ранее Т. А. Работновым (1950). В качестве основного критерия была использована возрастность ценопопуляций, определяемая структурой ее спектра, а также и другие признаки: тип возобновления ценопопуляции, степень омоложения вновь возникающих особей, наличие сенильного периода в большом жизненном цикле. Впервые были введены понятия о сукцессивном и дефинитивном состоянии ценопопуляции, о ценопопуляционном потоке.

А. А. Урановым было сформулировано понятие возрастности особи и возрастности ценопопуляции и предложен количественный метод их оценок. Возрастность ценопопуляции трактуется им как статистическое выражение распределения особей данного вида в зависимости от их возрастного состояния. В то же время возрастность особи он определяет как долю энергии, как часть жизненного потенциала, которая освоена особью к середине данного возрастного состояния. А. А. вводит количественно-энергетическую меру возрастности растения, т. е. меру пройденной растением части пути, на котором оно воспринимает энергию извне (1975). Если возрастность каждой особи отражает ее энергетический уровень, то и возрастность ценопопуляции в целом может быть охарактеризована как ее энергетическое состояние и определена количественно по формуле, предложенной Урановым (1975). Это позволяет сравнивать ценопопуляции разных видов в разные моменты развития.

Изменение возрастности ценопопуляции, согласно представлениям Уранова, носит квазициклический, волновой характер. Волновая теория развития ценопопуляций, созданная им в последние годы жизни (Уранов, 1973, 1975), — крупнейшее обобщение философского характера. Она дает возможность подойти к изучению изменчивости ценопопуляций как сложных надорганизменных систем, к изучению фитогенного поля ценопопуляций и фитоценозов.

За 10 лет существования проблемной биологической лаборатории МГПИ, созданной по инициативе А. А. Уранова, руководимый им коллектив накопил материал по периодизации онтогенеза, возрастной и пространственной структуре ценопопуляций более чем 100 видов цветковых растений различных жизненных форм. Как итог этой работы в 1974 г. была подготовлена коллективная монография «Структура и динамика ценопопуляций цветковых растений». Она обобщает огромный фактический материал и является первым изложением современной ценопопуляционной теории.

А. А. Уранов был не только крупным ученым но и выдающимся ученым-организатором, ученым-педагогом, создавшим свою научную школу. Более 40 человек, ныне кандидаты и доктора наук, окончили у него аспирантуру. Для каждого из них он был не только требовательным научным руководителем, но и мудрым наставником. Учить своих учеников, не жалея времени и сил, помогать каждому расти, стать самостоятельным исследователем было его жизненным кредо. Проработав 45 лет на кафедре ботаники МГПИ, Алексей Александрович 22 года был ее бессменным заведующим. За эти годы кафедра стала одним из крупнейших ботанических коллективов страны. В 1964 г. к коллективу кафедры прибавился коллектив сотрудников проблемой биологической лаборатории, которой Уранов руководил на общественных началах. Последние 10 лет жизни вместе с этим коллективом А. А. разрабатывает и углубляет ценопопуляционную теорию. Дискуссионные теоретические семинары, итоги полевых исследований, планы новых экспедиций, хозяйственные трудности, — все обсуждается здесь. В кругу коллег Алексей Александрович был подобен магниту: он притягивал к себе людей необыкновенной ясностью и строгой логикой научного мышления, широтой научных обобщений, большой требовательностью к себе, к своим трудам и идеям, умением отстаивать принципы науки и в то же время огромной человечностью, личным обаянием, бескорыстием. Он обладал редким талантом убеждения, мог заставить человека поверить в свои возможности, умел увлечь новыми научными и педагогическими проблемами. Все это создавало особый «микроклимат» в воспитанном им коллективе. Он был удивительным руководителем, умеющим думать обо всех и каждом, но никогда не заботившимся о себе. Для любого своего ученика он делал бесконечно много как самый близкий и родной человек.

Широко эрудированный ученый, А. А. Уранов отдавал все свои силы и энциклопедические знания подготовке учителей-биологов и слушателей факультета повышения квалификации преподавателей педвузов. В педагогическом институте за время работы А. А. Уранова его лекции слушало около 7000 студентов. Он был автором ряда учебников по ботанике для педвузов и университетов, неоднократно переиздававшихся, он создал отличные пособия по летней полевой практике, руководства для курсовых работ, программы по ботанике и географии растений для педвузов. Обладая необычайной широтой научных интересов, Алексей Александрович с одинаковой глубиной и блеском читал в педагогическом институте и Московском университете основные курсы по морфологии и систематике растений, геоботанике, географии растений, многочисленные спецкурсы. Лекции Алексея Александровича были высшим воплощением научного артистизма, ибо в каждой произносимой им фразе сверкала и искрилась живая мысль, заставлявшая его слушателей постигать вместе с ним законы удивительного мира растений.

Алексей Александрович никогда не уставал радоваться поразительному совершенству природы, открывая его и в строении мельчайших водорослей и в жизни фитоценозов. Эта постоянная творческая радость познания давала ему силы для колоссальной научной, педагогической и организаторской работы.

За заслуги в области народного образования А. А. Уранов был награжден Орденом Трудового Красного Знамени. Многосторонней была и его общественная деятельность.

Многие годы он состоял членом Ученого Совета МГПИ, был председателем Ученого Совета биолого-химического факультета, членом Совета Биолого-почвенного факультета МГУ, членом проблемного совета при Ботаническом институте АН СССР, председателем научно-методического Совета по биологии Министерства просвещения СССР, председателем методической комиссии при Министерстве просвещения РСФСР, членом нескольких редакционных коллегий. Он много работал над статьями для «Большой Советской Энциклопедии» как автор и как редактор.

Всю свою жизнь А. А. Уранов был неутомимым тружеником, гуманнейшим и высоко принципиальным человеком, поражал огромной человеческой мудростью и молодостью души. Каждому, кто учился у него или работал с ним, выпало на долю огромное счастье общения с замечательным человеком, ученым и педагогом. Алексея Александровича нет, но он навсегда остается нашим Учителем в высшем значении этого слова.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ А. А. УРАНОВА, НЕ ВОШЕДШИХ В СПИСОК, ОПУБЛИКОВАННЫЙ РАНЕЕ

1927. О некоторых очередных задачах геоботанических исследований в Центрально-Промышленной области. В сб.: Матер. к изуч. флоры и фауны Центрально-Промышленной области. 1-е совещ. биологов Центрально-Промышленной области, созванное Гос. музеем Центрально-Промышленной обл. 31 III—1 IV 1926 г., т. II.

1933. Систематика растений. Программа и методические указания к ней для заочников. М., Наркомпрос РСФСР.

1949. Контрольные работы по курсу ботаники для студентов-заочников педагогических институтов. Общие методические указания. В сб.: Контрольные работы по курсам ботаники и зоологии. М., Учпедгиз.

1952. Контрольные работы по курсу ботаники. В сб.: Контрольные работы по неорганической химии, ботанике и зоологии позвоночных. М., Учпедгиз.

1961. К вопросу о совместном определении обилия и покрытия. Тр. Московск. ветерин. акад. т. XXXIII.

1966. Ботаника. Учебник для педагогических институтов, т. I. Анатомия и морфология растений. (Совместно с Л. И. Курсановым, Н. А. Комарницким, В. Ф. Раздорским). Введение. М., «Просвещение».

1967. Б. П. Сацердотов. (Совместно с Л. И. Спрыгиной). Бот. журн., 52, 9.

1968. Геоботаника. Большая Советская Энциклопедия, 3-е изд., т. 6.

В. С. Говорухин. (Совместно с В. С. Новиковым и Т. А. Работновым). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LXXVI, 5.

М. С. Двораковский. (Совместно с И. А. Губановым, Ю. К. Дундиным, Л. В. Кудряшовым, С. Н. Тюремновым). Вестн. МГУ, Биология, Почвоведение, 1.

1972. И. Г. Серебряков. (Совместно с Б. П. Степановым). Бот. журн., 57, 3.

1973. Большой жизненный цикл и возрастные спектры ценопопуляций цветковых растений. Тез. докл. V делег. съезда Всес. бот. общ. Киев.

Опыт применения возрастного анализа ценопопуляций для прогноза нектаропродуктивности лугов. (Совместно с Н. П. Писковацковой). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LXXVIII, 6.

1974. Жизнь растений. Общая редакция I тома. М., «Просвещение».

Из итогов популяционно-онтогенетических исследований. Вместо предисловия к сборнику «Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом», МГПИ им. В. И. Ленина.

Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. (Совместно с Н. Ф. Михайловой). Бюлл. МОИП, отд. биол. т. LXXIX, 5.

Неравномерность размещения особей как источник познания истории и динамики ценопопуляций. (Совместно с Н. М. Григорьевой, Л. Б. Заугольновой, Н. Ф. Михайловой, О. В. Смирновой, Н. А. Тороповой). В сб.: Количественные методы анализа растительности. УФА, Башкир. фил. АН СССР.

Растение и среда. В кн.: «Жизнь растений.», т. I. М., «Просвещение»: 58—86.

1975. Взаимоотношения некоторых луговых растений. (Совместно с И. М. Ермаковой, Н. М. Григорьевой, В. Н. Егоровой, Л. А. Жуковой, А. Р. Матвеевым, Н. С. Сугоркиной). В сб.: Ценопопуляции растений. (Структура и динамика), т. II. «Наука».

Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 2.

Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. В сб.: Ценопопуляции растений. (Структура и динамика), т. II. «Наука».

Изменчивость популяции люцерны желтой в связи с возрастностью. (Совместно с Н. М. Григорьевой). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LXXX, 2.

Age state of coenopopulation and its cyclic development. (Совместно с Н. М. Григорьевой). Тр. XII Междунар. бот. конгресса. Тез. докл., Л., «Наука»: 172.

Criteria of age state distinguishing. (Совместно с Л. А. Жуковой, Л. И. Воронцовой, Г. А. Ломакиной, Н. А. Тороповой, Н. И. Шориной). Там же: 151.

Investigation on the meadow phytocoenosis by the method coenopopulation analysis. (Совместно с Е. И. Курченко, А. М. Быловой, Н. М. Григорьевой, В. Н. Егоровой, Л. А. Жуковой, А. Р. Матвеевым). Там же: 155.

1976. О ценопопуляционном подходе к изучению и использованию лугов. (Совместно с Н. Г. Григорьевой, В. Н. Егоровой, И. М. Ермаковой, Л. А. Жуковой, Е. И. Курченко, А. Р. Матвеевым). Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 5.

Систематика растений. Учебник для педагогических институтов. (Совместно с Н. А. Комарницким, Л. В. Кудряшовым). Разделы: Введение, Эволюция низших растений, Эволюция цветковых растений, Класс двудольные; переработка разделов: Низшие растения, Класс однодольные. М., «Просвещение».

Т. Г. Дервиз-Соколова, Л. А. Жукова, И. С. Михайловская, Т. И. Серебрякова, Н. И. Шорина.

Московский педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 19 XI 1975.

УДК 92 (47+57) 58

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ФЕДОРОВИЧА ТЕРЕХОВА (2 IX 1890 — 21 XII 1974)

E. V. TIMOFEEV, V. I. MATVEEV. IN MEMORIAM ALEKSANDR FYODOROVICH TEREKHOV (2 IX 1890—21 XII 1974)

21 XII 1974 г. умер Александр Федорович Терехов, один из представителей старшего поколения ботаников нашей страны. Более пятидесяти лет его жизни были связаны с изучением флоры Среднего Поволжья и Заволжья, прекрасным знатоком которой он являлся.

А. Ф. Терехов родился 2 IX 1890 г. в с. Давыдово Московской губернии (ныне Куровский р-н Московской области), в семье крестьянина. В 1909 г. А. Ф. окончил среднюю школу и поступил в Воронежский сельскохозяйственный институт; впоследствии он поступил в сельскохозяйственную академию им. К. А. Тимирязева в Москве. Будучи студентом он более двух лет активно занимался научными исследованиями под руководством Б. А. Келлера.

В 1919 г. А. Ф. переезжает в г. Бугуруслан (Оренбургской обл.), где в течение 5 лет работает учителем естествознания в средней школе. В 1923 г. он занял должность ассистента кафедры ботаники Самарского сельскохозяйственного института.

С 1937 по 1949 г. А. Ф. — заместитель директора Куйбышевского ботанического сада, одним из организаторов которого он был. Последние годы, перед выходом на пенсию в 1951 г., А. Ф. заведовал кабинетом естествознания Куйбышевского института усовершенствования учителей.

Перу А. Ф. Терехова принадлежит более 30 печатных работ; некоторые из них носят монографический характер. Особой известностью пользуются «Определитель весенних растений Среднего Поволжья» (1930), «Определитель осенних растений Среднего Поволжья» (1931), «Определитель сорных растений Среднего Поволжья и Заволжья» (1936) и «Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья» (1939). Последняя работа приобрела наибольшую популярность среди широкого круга читателей и выдержала несколько изданий.

Много внимания А. Ф. уделял изучению видового состава и географического распространения сорняков на территории Среднего Поволжья и Заволжья. Он создал оригинальную классификацию биотипов сорняков-монокарпиков. Будучи прекрасным знатоком местной флоры А. Ф. выделил и описал новый для науки вид куколя *Agrostemma linicola* Terech., засоряющего посевы льна, а также особые формы *Galium* и *Capsella*.

Наряду с научной А. Ф. занимался литературной деятельностью. В 1936—1937 гг. он работал старшим редактором Куйбышевского книжного издательства. Начиная с 40-х годов его деятельность неразрывно связана с областной газетой «Волжская коммуна», он был ее внештатным сотрудником и почти до последних дней своей жизни публиковал в этой газете яркие «заметки фенолога».

А. Ф. Терехов был членом Союза журналистов СССР. Им написан целый ряд книг для детей. Эти книги помогают познавать красоту окружающего мира, учат любить и оберегать родную природу. Заслуженное

признание читателей получила его последняя книга «От весны до весны» (1964), полная романтики и поэзии.

А. Ф. Терехов был исключительно скромным, простым, честным и принципиальным человеком, бесконечно преданным своему любимому делу. Все знавшие Александра Федоровича, навсегда сохранят о нем добрую память.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Ф. ТЕРЕХОВА

1923. Новые местонахождения некоторых растений Московской флоры. Изв. Самарск. с.-х. инст., 1. Самара : 151—153.

1924. К изучению растительности в летней школе Среднего Заволжья. В сб.: Краеведение, 1. Самара : 114—134.

1925. Определитель весенних растений Самарского края. Изд. Самарск. общ. археолог., истор., этнограф. и естествозн., Самара : 1—153.

Список сорно-полевых, сорно-огородных и мусорных растений окрестностей г. Бугуруслана Самарской губернии. Бюлл. общ. археол., истор., этнограф. и естествозн., 2. Самара : 10—20.

1926. Господствующие ландшафты Бугурусланского уезда и характеристика его климата. Бугуруслан и его окрестности. В сб.: Вся Самара и губерния, Самара : 398—407.

Житняк и костер безостый. В сб.: Главнейшие хлеба и травы Среднего Поволжья. Изд. Безенчукской с.-х. опытн. станции, Самара : 19—21.

К вопросу об изучении растительности склонов (растительность склонов окрестностей г. Бугуруслана). Бюлл. общ. археолог., истор., этнограф. и естествозн., 4. Самара : 19—26.

1928. К вопросу об иммиграции лесных элементов в искусственные лесонасаждения. Матер. по изуч. Самарск. края, 5. Самара : 25—31.

О некоторых растениях Самарской флоры. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, т. 27, в. 1 : 635—637.

Распространение сорных растений Самарской губернии. Резюме доклада на Всесоюзном съезде ботаников в г. Ленинграде в 1928 г. Дневник съезда, Л. : 308—309.

XIV и XV листы Геоботанической карты европейской части СССР. Под ред. проф. Н. И. Кузнецова. Л. (*Участник в составлении карты*).

1929. Лекарственные растения Средневолжской области. Обл. изд. «Волжская коммуна», Самара : 1—37.

1930. Определитель весенних растений Среднего Поволжья. Самарск. книж. изд.: 1—200.

Руководство к определению чистосортности овсов Средневолжского края. Изд. «За сплошную коллективизацию», Самара : 1—37. (Совместно с М. И. Володкович).

1931. Борись с сорными травами. Самарск. книж. изд. : 1—31.

Льняной куколь — новый вид *Agrostemma linicola* Terech. sp. nova. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 21. Л. : 4.

Определитель осенних растений Среднего Поволжья, изд. 2. Самарск. книж. изд.: 1—167.

1932. Растения короткого и долгого дня. Самарск. книж. изд.: 1—48.

1936. Определитель сорных растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев. книж. изд. : 1—84.

1938. Борискеллера — новый род из семейства злаковых *Boriskellera* Terech. gen. nov. Перечень семян, предлагаемых Куйбышевским ботаническим садом в обмен. Куйбышев. книж. изд. : 1—25.

1939. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев. книж. изд. : 1—334.

1940. Лекарственные и ядовитые растения. В кн.: Растительный мир Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев. книж. изд. : 3—15.

1943. Лекарственные растения. Краткое руководство по сбору и сушке. Куйбышев. книж. изд. : 1—59.

1948. Лосиный санаторий (рассказы натуралиста). Куйбышев. книж. изд. : 1—48.

1952. Из опыта проведения выставки учебно-наглядных пособий по биологии. Изд. Куйбышев. обл. инст. усовершен. учителей : 7—16.

1953. Собирайте семена дикорастущих кормовых трав. Плакат. Изд. Куйбышев. обл. ст. юннатов.

1956. Дикие сочноплодные растения Куйбышевской области. Изд. Куйбышев. обл. инст. усовершен. учителей : 1—119.

1958. Собирайте семена дикорастущих кормовых трав. Собирайте лекарственные растения. Изучайте медоносные растения вашего района. В сб.: Задания юным натуралистам. Изд. Куйбышев. обл. ст. юннатов : 7—16.

1961. Пасленовые Куйбышевской области. Изд. Куйбышев. обл. инст. усовершен. учителей : 1—7.

1964. От весны до весны. Заметки фенолога. Куйбышев. книж. изд. : 1—62.

1969. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. 3-е изд., испр. и доп. Куйбышев. книж. изд. : 1—464.

В. Е. Тимофеев, В. И. Матвеев.

Куйбышевский педагогический институт.

Получено 14 X 1975.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 576.3 (47+57)

ВЛАДИМИР ЯКОВЛЕВИЧ АЛЕКСАНДРОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

O. V. ZALENSKY, M. I. LUTOVA.
VLADIMIR YAKOVLEVICH ALEKSANDROV (TOWARDS THE 70th ANNIVERSARY OF BIRTH)

В этом году исполнилось 70 лет Владимиру Яковлевичу Александрову— заведующему лабораторией цитофизиологии и цитоэкологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В. Я. Александров принадлежит к числу крупнейших представителей отечественной цитологии, являясь основоположником ряда оригинальных направлений.

Родился Владимир Яковлевич 22 ноября 1906 г. в г. Черкассы Киевской губернии; его научная биография связана с Ленинградом. Путь биолога В. Я. Александров начал в Ленинградском университете в 1923 г., где он специализировался в области гистологии и цитологии. На научное развитие и интересы Александрова оказали влияние выдающиеся ученые того времени: К. М. Дерюгин, В. А. Догель, А. А. Заварзин, Д. Н. Насонов, А. А. Ухтомский, Ю. А. Филипченко. Общение с ними, работа в атмосфере научного подвижничества самым плодотворным образом сказались на становлении Александрова как исследователя. Его первые экспериментальные работы были посвящены морфологии клетки, они завершились не устаревшим до сих пор гистологическим исследованием щитовидной железы.

В дальнейшем Владимир Яковлевич обращает свои интересы к физиологии клетки. Он приобретает широкую известность, опубликовав ряд работ в этой области, среди которых особенно важной была написанная им совместно с Д. Н. Насоновым книга «Реакция живого вещества на внешние воздействия» (1940), удостоенная в 1943 г. Государственной премии СССР. В этой книге была обоснована денатурационная теория повреждения и раздражения клеток. Эта теория объясняет неспецифичность реакции клеток на самые разнообразные повреждающие агенты денатурационными изменениями структуры клеточных белков.

Важная заслуга Александрова состоит в том, что наряду с общими неспецифическими чертами им были выявлены и специфические особенности реакции клеток, что значительно углубило представление о взаимоотношении клеточных структур и процессов. Эта работа стала темой докторской диссертации, блестяще защищенной Владимиром Яковлевичем в возрасте 34 лет.

Вскоре внимание ученого привлекли исследования денатурационных изменений при физиологических процессах (транспорт веществ, секреция желез, метаморфоз). Идея о значении денатурационных изменений белков для нормальной жизнедеятельности организмов легла и в основу работ по температурной адаптации. Начиная этот цикл исследований, Александров исходил из того, что для поддержания определенной скорости спонтанной денатурации, необходимой для функционирования клеток, в условиях жаркого климата теплоустойчивость белков должна быть повышенной, в условиях холодного климата — пониженной. Наиболее интен-

сивно этот вопрос в лаборатории Александрова исследуется на растительных объектах. Однако характерной особенностью его творчества является одинаковая свобода в обращении как с зоологическими, так и с ботаническими объектами. Изучение клеточной устойчивости и ее зависимости от факторов среды проводилось как в Ленинграде, так и во время многочисленных экспедиций. Владимир Яковлевич и его сотрудники проводили экологические исследования на о. Врангеля, Земле Франца Иосифа, в Средней Азии, на Кавказе, Дальнем Востоке и в других районах нашей страны. В результате этих работ, а также исследований теплоустойчивости клеток простейших и многоклеточных животных, проведенных в других лабораториях, были сформулированы следующие закономерности: 1) в филогенезе уровень теплоустойчивости клеток растений и животных устанавливается в соответствии с температурой существования вида; наиболее четко это проявляется при сопоставлении близкородственных видов; 2) в онтогенезе под влиянием самых разнообразных факторов внешней и внутренней среды могут происходить обратимые изменения уровня теплоустойчивости клеток (по терминологии, принятой Александровым, ее модификационные изменения). Некоторые теоретические соображения и биохимические исследования показали, что в основе генотипических и модификационных различий в устойчивости клеток к интенсивным краткосрочным нагревам лежат различия в стабильности клеточных белков. Однако если рассматривать значение уровня устойчивости клеток и белков как защиту организмов от теплового повреждения, то остается непонятным, каким образом повышается теплоустойчивость тех белков, которые обладают высокой исходной устойчивостью, значительно превышающей устойчивость целого организма.

В. Я. Александров находит очень интересное теоретическое объяснение этого явления. На основе достижений современной молекулярной биологии он выдвигает идею о том, что для приспособления организмов к температуре среды первостепенное значение имеет уровень конформационной гибкости белковых молекул. Переход белковой молекулы из одной конформации в другую является ее неотъемлемым функциональным свойством, зависимым от температуры. Для достижения оптимальной скорости конформационных переходов при температуре обитания вида у теплолюбивых организмов конформационная гибкость должна быть ограничена, у холодолюбивых, напротив, увеличена. Это может быть достигнуто путем упрочения или соответственно ослабления связей, крепящих вторичную, третичную и четвертичную структуры белковых молекул. Это, естественно, не может не отразиться на чувствительности белковой молекулы к тепловой и другим видам денатурации. Тем самым наблюдаемое в опытах увеличение устойчивости у белков даже с высоким исходным уровнем надо рассматривать не как защиту от тепловой денатурации, а как подгонку конформационной гибкости белковых молекул к температурным условиям существования. В. А. Александров не случайно является автором этой гипотезы, она преемственно связана с идеей о роли денатурационных процессов в нормальной жизнедеятельности организмов, ибо конформационные переходы можно считать проявлением слабой денатурации белков.

Полученный экспериментальный материал и его теоретическое осмысление дали «права гражданства» новому и перспективному направлению в биологии — цитоэкологии. Изучение общих экологических закономерностей теперь немыслимо без учета тех форм адаптации, которые проявляются на клеточном и молекулярном уровнях.

Широта научного кругозора и острота мышления, интенсивное изучение литературы по разным вопросам биологии, умение использовать все современные знания позволяют Владимиру Яковлевичу выдвигать ряд новых задач и в тех областях биологии, в разработке которых он не принимает непосредственного участия. Примером этого могут служить недавно появившиеся статьи и опубликованная в 1975 г. обществом «Знание» брошюра «Поведение клеток и внутриклеточных структур», в которых обосно-

вывается новое направление цитологических исследований, названное им цитоэтологией. В этих работах привлекается внимание биологов к значению целенаправленных движений клеток и клеточных органоидов для понимания важнейших сторон их жизнедеятельности и развития.

К авторитету В. Я. Александрова как крупного знатока различных вопросов биологии обращаются и научные учреждения, и отдельные специалисты. Он является автором ряда статей по цитологии в Большой Советской и Большой медицинской энциклопедиях и в «Руководстве по цитологии». Независимость суждений Владимира Яковлевича создала ему репутацию человека, для которого главным являются интересы дела. Коллеги часто прибегают к его помощи и совету для решения не только чисто научных проблем, но и вопросов научной этики. Владимир Яковлевич нетерпим ко всякой нечистоплотности в науке, легковесным выводам и невежеству. Его можно считать настоящим патриотом советской науки, неустанно борющимся за торжество истины. В этом отношении весьма показательна его статья «К вопросу о превращении растительной клетки в животную и обратно», написанная в 1955 г. по поводу работ, дискредитировавших и вульгаризировавших биологию.

Для Владимира Яковлевича научная деятельность — содержание жизни. Поражают его работоспособность и неутомимость. В. Я. Александров — автор многих фундаментальных трудов, статей, докладов, рецензий; он возглавляет и консультирует крупные научные коллективы (в Ленинграде, Москве, Ашхабаде), является членом ученых советов Ботанического института, Института цитологии АН СССР, Научного совета СССР по проблемам цитологии и оргкомитета «Школы по молекулярной биологии». Большую популярность среди биологов и медиков Ленинграда приобрел межинститутский семинар по клеточной и молекулярной биологии, которым много лет руководит Владимир Яковлевич. Его прекрасное знание общебиологических закономерностей, ориентация в вопросах молекулярной биологии, замечательная память, умение быстро выявить суть работы, образно и ощутимо донести свою мысль до аудитории во многом определяют высокий уровень этого семинара.

Но прежде всего В. Я. Александров — одаренный экспериментатор. Огромное воодушевление у него вызывает раскрытие даже маленьких тайн природы. Он тонкий знаток микроскопической техники, изобретатель многих остроумных методов цитологических исследований. Как исследователь он служит прекрасным примером для своих сотрудников и коллег. Большое педагогическое значение имеет также его строгий критический разбор научных работ своих учеников и сотрудников. В лаборатории Ботанического института, которую возглавляет Владимир Яковлевич, царит творческая атмосфера и в этом заслуга руководителя, его человеческих качеств: подлинной любви к науке, гуманности, демократизма, юмора.

В статье по поводу 60-летия В. Я. Александрова в журнале «Цитология» было высказано пожелание юбиляру прийти к следующему юбилею в таком же расцвете сил. Это пожелание сбылось. Десять лет, прошедшие с тех пор, были наполнены напряженным и плодотворным трудом. За это время опубликованы 29 статей. Выдающимся итогом исследовательской деятельности ученого за последнее время явилась вышедшая в 1975 г. книга «Клетки, макромолекулы и температура». Эта монография в дополненном виде издается сейчас на английском языке.

Научная деятельность В. Я. Александрова получила высокую оценку. За цикл работ по цитофизиологии и цитоэкологии в 1973 г. он был награжден Президиумом АН СССР золотой медалью им. И. И. Мечникова, а к 250-летию Академии наук СССР советское правительство наградило его орденом «Знак почета».

От души пожелаем Владимиру Яковлевичу еще многих лет увлекательной и плодотворной работы.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Я. АЛЕКСАНДРОВА [1]

1966. По поводу ответа П. А. Генкеля и Е. З. Окниной на критику З. А. Метлицким и М. М. Тюриной их книги «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений» (1964). Бот. ж., 51, 9 : 1361—1365. (Совместно с Г. Г. Шухтиной).

Effect of heavy water D_2O on resistance of plant and animal cells, cell models and proteins to certain denaturing factors. Federation proceedings, 25, 1, p. 2 : T128—T134. (Совместно с Н. И. Арронетом, Е. И. Денько и М. Ф. Константиновой).

1967. Сравнение устойчивости коллагена двух видов лягушек, различающихся по теплолюбивости. Цитология, 9, 10 : 1288—1293. (Совместно с А. П. Андреевой).

Adaptation of plant cells to heavy water. Studia biophysica, Berlin, 4 : 135—143. (Совместно с Е. И. Денько).

Protein thermostability of species and habitat temperature. In: Molecular Mechanisms of Temperature Adaptation. Ed. C. L. Prosser. Publ. № 84 of the Amer. Assoc. for the Adv. of Science: 53—59.

1968. Из записной книжки. Наука и жизнь, 7 : 123.

Из записной книжки. Наука и жизнь, 10 : 151.

Клетка. В кн.: Малая медицинская энциклопедия : 403—408.

Цитоэкология. Природа, 3 : 2—17.

1969. Молекулярные аспекты генотипического приспособления организмов к температуре среды. Усп. совр. биол., 67, 3 : 383—399.

Conformational flexibility of proteins, their resistance to proteinases and temperature conditions of life. Curr. in modern biology, 3 : 9—19.

1970. Клетка. В кн.: Сельскохозяйственная энциклопедия, 2 : 1232—1237.

Проблема поведения на клеточном уровне (цитоэтология). Усп. совр. биол., 69, 2 : 220—240.

Теплоустойчивость сывороточного альбумина двух видов лягушек, различающихся по теплолюбивости, и некоторые проблемы цитоэкологии. Цитология, 12, 5 : 596—601. (Совместно с В. Н. Витвицким).

The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69 : 417—458. (Совместно с А. Г. Ломагиным и Н. Л. Фельдман).

1971. Движение протоплазмы как критерий устойчивости растительных клеток к действию повреждающих агентов. Бот. ж., 56, 3: 389—394. (Совместно с И. Г. Завадской).

О некоторых факторах, определяющих устойчивость клеток к высокому гидростатическому давлению. Цитология, 13, 3 : 319—328. (Совместно с Е. И. Денько).

1972. Влияние некоторых аминокислот на теплоустойчивость животных и растительных клеток и клеточных моделей. Цитология, 14, 12 : 1513—1518. (Совместно с Д. Д. Табидзе).

Влияние теплового повреждения и тепловой закалки на фотоиндуцированное длительное послесвечение листьев *Tradescantia fluminensis*. Цитология, 14, 6 : 713—720. (Совместно с Д. А. Джанумовым).

Репарация теплового повреждения в клетках листьев традесканции, подвергавшихся тепловой закалке. Цитология, 14, 11 : 1328—1334. (Совместно с К. А. Барабальчуком).

Теплоустойчивость окислительного фосфорилирования и его роль в развитии теплового повреждения растительных клеток. Цитология, 14, 5 : 591—597. (Совместно с Н. Н. Алексеевой).

Cytoecological investigations on plants of the arid zone of Turkmenia. Intern. Sympos. «Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone». L. «Nauka»: 20—23. (Совместно с А. Дурдыевым, Г. Г. Шухтиной и А. Язкулыевым).

The problem of behaviour at the cellular level (cytoethology). J. theor. Biol., 35 : 1—26.

1974. Сравнение теплоустойчивости коллагена у трех видов лягушек, отличающихся по теплолюбивости. Цитология, 16, 2 : 235—237. (Совместно с А. П. Андреевой).

1975. Влияние тяжелой воды (D_2O) на устойчивость проколлагена к тепловой денатурации и к действию коллагеназы. ДАН СССР, 220, 6 : 1145—1148. (Совместно с В. Н. Витвицким и Г. А. Левдиковой).

Клетки, макромолекулы и температура. Л., «Наука», стр. 332.

Памятники Бориса Львовича Астаурова. Цитология, 17, 3 : 364—367.

Поведение клеток и внутриклеточных структур. М., «Знание», сер. биол., стр. 67.

Cells, Macromolecules and Temperature. (Conformational flexibility of macromolecules and ecological adaptation). Springer Verlag (в печати).

О. В. Заленский, М. И. Лютова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VIII 1976 г.

---

[1] Список работ В. Я. Александрова до 1966 г. опубликован в журнале «Цитология», 1966, т. 8, № 5.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581 : 553 581.58.02

R. H. Whittaker. Communities and ecosystems. MacMillan Co., Ed. 2. London and New York, 1975 : 1—385. (**Р. Х. Виттекер.** Сообщества и экосистемы. 2-е изд., 1975)

V. I. VASILEVICH. (A REVIEW)

Второе издание книги Р. Виттекера более чем в два раза превышает по объему первое, вышедшее из печати в 1970 г., что позволяет говорить о нем как о новом произведении известного американского эколога. Первое издание заслуженно пользовалось успехом, и ссылки на него можно найти во многих зарубежных и советских работах по экологии.

Интерес к этой книге возрастает и в связи с тем, что это единственная за послевоенные годы сводка по общей экологии, написанная ботаником, а не зоологом. Поэтому в ней гораздо больше уделяется внимания тем вопросам, которые разрабатываются геоботаниками, и многие положения общей экологии преломляются в их приложении к автотрофному компоненту экосистем. Несомненно, выход этой книги будет способствовать выработке общей платформы геоботаников и зоологов-экологов в понимании основных закономерностей систем экологического уровня.

Эта книга написана как учебник для студентов университетов по односеместровому курсу общей экологии, что не привело, однако, к излишней популярности и схематичности изложения. Книга, как и все, написанное Виттекером, глубока и оригинальна. Она дает хорошее представление о состоянии экологии в тех странах, где пишут по-английски. Умеренное число примеров дает возможность сосредоточить основное внимание на принципиальных положениях и обсуждении проблем. Это выгодно отличает учебник Виттекера от некоторых наших учебников, где основное, что предлагается запомнить студенту, — масса фактов. Нет в нем и длинных сопоставлений того, как тот или иной термин понимался разными авторами, а также многочисленных вариантов классификаций сукцессий, жизненных форм, элементов сообществ и т. п., что сильно перегружает память студента, но вряд ли помогает пониманию сути предмета.

Вообще формулировкам понятий в книге уделяется очень мало внимания, что свойственно англо-американским экологам. Формально-логические системы понятий, их строгое разграничение, — все это отступает у них на второй план. Но они внесли в экологию свежесть и оригинальность научного мышления, смелость в выдвижении новых гипотез и глубокую разработку наиболее перспективных направлений.

Основные понятия Виттекер излагает во Введении. Он определяет естественное сообщество (natural community) как собрание популяций растений, животных, бактерий и грибов, которые живут в какой-либо среде и взаимодействуют друг с другом, формируя в совокупности особую живую систему со своим собственным составом, структурой, отношением к среде, развитием и функционированием. Сообщество и его среда, рассматриваемые вместе как функциональная система отношений, передачи и циркуляции энергии и вещества, и есть экосистема. Интересно отметить, что бактерии и грибы рассматриваются как особые компоненты сообщества. Это соответствует позиции В. Н. Сукачева (1964), который в своих по-

следних работах не включал их в фитоценоз, а рассматривал в качестве особого микробоценоза. Виттекер не касается вопроса о пространственных границах и размерах экосистем в полном соответствии с традициями англо-американских экологов, не придающих ему никакого значения. Экология в этой книге определена как раздел биологии, который рассматривает живые системы в их связи с окружающей средой. Она включает аутэкологию и синэкологию. Последняя, по мнению Виттекера, соответствует биоценологии европейских авторов.

Вторая глава посвящена учению о популяции. Этот раздел экологии разрабатывается преимущественно зоологами. Ботаники эти проблемы обычно обходят стороной; отсутствовала эта глава и в первом издании данной книги. В ней Виттекер предпринимает попытку синтезировать ботанические и зоологические наблюдения и принципы в единое учение о биологической популяции. Это автору во многом удалось. Здесь блестяще проявились его способности к обобщениям. Чтение этой главы может заменить изучение объемистых монографий по динамике популяций. В настоящее время учение о популяциях — одна из областей биологии, где очень интенсивно применяется математическое моделирование. Виттекер избежал перегрузки главы математическими выкладками, немногие формулы приведены в таблицах, а суть результатов, достигнутых с помощью математического моделирования, изложена на понятном для всех биологов языке.

Весь материал, приводимый в этой главе, рассматривается в аспекте проблемы стабильности популяций. Глава начинается с ряда примеров динамики численности популяций животных и растений. В качестве примера вида с относительно стабильными популяциями приводится *Quercus alba*. Такие популяции постоянно возобновляются, а их изреживание происходит в геометрической шкале, т. е. в каждый отрезок времени отмирает одна и та же доля особей в каждой возрастной категории. Это и есть подвижное равновесие (steady state), характеризующееся постоянством потока через систему. Эта модель может быть с успехом применена для оценки стабильности популяций по крайней мере тех видов растений, возраст которых можно определить более или менее точно. Она позволяет объективно определить нормальный возрастной спектр популяции (Работнов, 1945).

Популяции других видов подвержены сильным колебаниям численности в связи с колебаниями климатических условий (*Andropogon scoparius*) или в связи с наличием свободной территории (*Picea rubens*, *Epilobium angustifolium*). Эти типы популяций так и хочется назвать виолентами, патиентами и эксплерентами. Но эти термины Л. Г. Раменского (1938) американским экологам неизвестны.

Согласно математическим моделям взаимоотношения популяций, их стабильность определяется факторами, зависящими от плотности (density dependent), т. е. с увеличением численности популяции смертность возрастает, а с уменьшением — снижается. Но Виттекер указывает, что естественные популяции флюктуируют в основном в ответ на изменения условий среды и их смертность не зависит от плотности. В этом случае популяция рано или поздно должна вымереть. Следовательно, нужно искать какие-то иные механизмы для объяснения переживания популяцией неблагоприятных условий среды. Виттекер отмечает, что если распределение обилия (численности) вида по градиенту фактора среды имеет форму, близкую к нормальному распределению, то с удалением условий среды от оптимальных обилие вида уменьшается, но скорость этого уменьшения постоянно снижается, благодаря чему некоторая часть особей может пережить крайне неблагоприятные условия. Правомочность этой модели сомнительна, так как соответствие распределения вида по градиенту среды нормальному распределению, особенно на краях экологической амплитуды, еще ни разу не было убедительно показано. Очевидно, это чувствует и сам Виттекер. Для объяснения выживания части популяции в неблагоприятных условиях среды он вводит понятие о буферности популяции.

Буферность может возникать за счет наличия покоящихся семян и спор, а также вследствие генетической неоднородности популяции. Стабильность популяции может быть достигнута самыми разными путями. Он отмечает, что многовидовые сообщества со сложной сетью взаимодействий отнюдь не являются более стабильными. Высокое видовое разнообразие является следствием стабильности, а не наоборот.

Третья глава посвящена структуре и композиции сообществ. В ней кратко рассматриваются ярусность и мозаичность, жизненные формы и формы роста, сезонная и суточная ритмика. Все это нужно автору лишь для того, чтобы перейти к вопросу о дифференциации экологических ниш в сообществе. Понятие экологической ниши мало известно ботаникам, но зоологи используют его очень широко. Оно было предложено в начале XX века американским зоологом Гриннелом, но строго определено лишь в 50-х годах Хатчинсоном. Под экологической нишей понимают положение вида в сообществе по отношению к другим видам. Экологическая ниша вида характеризуется его пищей, сроками сезонной и суточной активности, горизонтальным и вертикальным распределением и т. п. Одум (Odum, 1971) назвал экологическую нишу «профессией» вида. Согласно принципу Гаузе, или принципу конкурентного исключения, два вида не могут длительное время сосуществовать, занимая одну и ту же экологическую нишу. Виды, обитающие в одном сообществе, должны отличаться по каким-то параметрам своих экологических ниш. Виттекер переносит этот принцип и на растительные популяции. В доказательство дифференциации экологических ниш у растений он приводит данные о ярусности, мозаичности и различной сезонной ритмике видов в пределах сообщества. Но все же вряд ли это может объяснить отличие экологической ниши каждого вида от ниш всех остальных. Выявить же другие факторы. вызывающие дифференциацию ниш у растений, довольно трудно. У растений в отличие от животных экологические ниши различаются относительно слабо. В многовидовом растительном сообществе имеются большие группы видов, занимающие одну и ту же нишу. Как же быть в этом случае с принципом Гаузе? Видимо, здесь спасают неподвижность растений и малая сфера влияния каждой особи (фитогенное поле). Механизмы конкурентного исключения у растений нам известны хуже, чем у животных, но все же можно сказать, что принцип Гаузе нельзя переносить без существенных изменений в мир растений.

Далее в этой главе Виттекер рассматривает распределение видов сообщества по обилию, отмечая, что имеется некоторое соответствие между шириной экологической ниши и участием вида в сообществе. Он повторяет вывод, сделанный им в своих предыдущих работах, что в более благоприятных условиях среды распределение видов по обилию обычно логарифмически-нормальное, а в крайних условиях — геометрическое. Это распределение определяет величину видового разнообразия (species diversity), которой одно время придавали очень большое значение, считая, что она определяет продуктивность и стабильность сообществ. Сейчас ей отводится гораздо более скромная роль. Виттекер высказывает здесь очень интересную мысль о том, что увеличение разнообразия в одном трофическом уровне способствует увеличению разнообразия в другом. За счет этого возникают новые экологические ниши и возрастает видовое богатство экосистем.

Четвертая глава, посвященная сообществам и среде, начинается с утверждения принципа экологической индивидуальности видов и непрерывности сообществ. На этой основе рассматривается материал данной главы. Виттекер подчеркивает, что отсутствие четко выраженных экологических групп видов является следствием межвидовой конкуренции, которая обусловливает равномерное распределение оптимумов видов по градиенту среды. Эволюция приводит к дифференциации видов по экологическим нишам и по местообитаниям.

Для характеристики скорости изменения видового состава вдоль градиента Виттекер использует предложенное им ранее понятие β-разнообра-

зия (α-разнообразие — разнообразие внутри одного сообщества). β-разнообразие можно измерить отношением общего числа видов на градиенте к среднему числу видов на пробной площади. В отличие от того, к чему уже все привыкли, Виттекер дает новые определения ценоклинам и экоклинам. Ценоклин — градиент сообществ, а экоклин — градиент экосистем. Ранее за основу подразделения брали признаки, на которых строился градиент, и такое подразделение имело смысл. Сейчас же можно только отметить, что в принципе любой градиент — градиент экосистем, т. е. экоклин.

Ординация является наиболее естественным способом упорядочения непрерывно варьирующей совокупности сообществ, но в связи с тем, что в большинстве случаев виды имеют колоколообразное распределение по градиенту фактора среды, отношения растительности и среды нелинейные, что сильно затрудняет экологическую интерпретацию осей ординации. Несмотря на наличие континуума, классификация сообществ — необходимое средство обобщения информации. Но, по мнению Виттекера, нет единственно правильного способа классификации, и он рассматривает как равноправные следующие подходы: 1) физиономический, приводящий к выделению биомов или формаций; 2) доминантный, дающий в результате типы доминирования (dominance type); 3) по доминирующим видам во всех ярусах могут быть выделены социации; 4) количественный; 5) флористический, приводящий к выделению ассоциаций. Он отмечает, что количественный подход не свободен полностью от субъективного выбора. Виттекер также считает, что любая классификация является продуктом деятельности ученого, она оправдывается не теорией, а своей пригодностью. Он пишет, что сообщества животных обычно шире, чем сообщества растений, а в связи с этим и их классификационные единицы должны быть более широкими; при этом физиономическая, а не флористическая классификация растительности оказывается наиболее удобной основой для классификации сообществ животных.

В этой же главе Виттекер дает описание 36 важнейших типов биомов Земного шара. Он определяет биом как группировку наземных экосистем данного континента, которые сходны по физиономии растительности, основным факторам среды и некоторым характеристикам сообществ животных. Сходные биомы разных континентов образуют тип биома. Среди 36 типов биомов упомянем следующие; тропические дождевые леса; листопадные леса умеренного климата; тайга, или субарктическо-субальпийские хвойные леса; саванны; тундры. Здесь же кратко рассматривается учение о сукцессиях, которые Виттекер определяет как экоклин во времени. Он отмечает, что сукцессии частично конвергентны, хотя и не приводят к моноклимаксу.

Пятая глава посвящена проблемам продуктивности. Здесь дается общее представление о балансе продуктивности и дыхания, о зависимости продуктивности от внешних факторов. Рассматривая продуктивность в глобальном масштабе, Виттекер отмечает, что бóльшая часть океана по продуктивности соответствует полупустыне. Его продуктивность всего лишь 200 г/м^2 в год, в то время как нормальная первичная продуктивность наземных сообществ в условиях благоприятного климата составляет 1000—2000 г/м^2 в год. Продукция океана, которую использует человек, — в основном хищные рыбы, составляющие не более 1% первичной продукции. Мировой улов рыбы уже использует почти весь ее урожай. Причина высокой продуктивности наземных сообществ заключается в стабильности поверхности; оседание планктона не дает возможности накопить большую биомассу. Среднее содержание хлорофилла на суше — 1.5 г/м^2, в то время как в океане — всего 0.05 г/м^2.

В этой же главе рассматриваются вопросы, связанные с трофическими уровнями и пирамидой продуктивности.

Шестая глава посвящена циклам питательных веществ. В качестве примера детально рассматриваются круговорот фосфора в водной экосистеме и циклы минеральных веществ и азота в лесу. Особый раздел занимают вопросы аллелохимии, т. е. химического взаимодействия между

организмами. Виттекер считает, что аллелопатический эффект играет серьезную роль во многих монодоминантных сообществах и оказывает заметное влияние на сукцессии. Все приводимые им примеры относятся к чаппарели Калифорнии, классическому месту аллелопатических эффектов. Возможно, что в отдельных случаях такой эффект и имеет какое-то фитоценотическое значение, но вряд ли его можно рассматривать как общий принцип, управляющий строением растительных сообществ. Виттекер отмечает, что влияние на другие растения обычно является побочным, а основное — это химические средства защиты от потребителей. В связи с химическими взаимодействиями вводится понятие о компоненте сообщества (component community), который включает вид растения со свойственными ему аллелохимическими веществами, животных, грибы и бактерии, приспособленные к нему, и добавочные виды (хищники, паразиты и мимикрирующие). Все это сильно напоминает консорцию, но такое понятие американским экологам неизвестно. Сообщество, согласно Виттекеру, состоит из ряда таких компонентов, но они лишь частично разграничены, так как у травоядных животных, насекомых и микоризообразующих грибов отсутствует приуроченность лишь к одному виду растений.

В этой же главе дается представление о почвенных классификациях (русской и американской) и зависимости растительности от почв на примере серпентинов. Заканчивается глава разделом о балансе веществ в водосборном бассейне.

В последней, седьмой главе рассматриваются вопросы, связанные с загрязнением окружающей среды. Автор выбрал для иллюстрации лишь некоторые из них: заражение среды радиоактивными изотопами, пестицидами и тяжелыми металлами, загрязнение воздуха и эвтрофикацию водоемов. Но и этого вполне достаточно, чтобы получить представление о тех трудностях, с которыми столкнулось человечество в результате своего промышленного и сельскохозяйственного развития.

Эта книга может служить учебным пособием и для студентов наших университетов и ценным справочником для всех, кто занимается вопросами экологии. Она дает четкое представление о современном состоянии и успехах экологии. Было бы весьма полезно перевести эту книгу на русский язык.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1945). Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Odum E. (1971). Fundamentals of ecology.

В. И. Василевич.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 IV 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 005 : 581.524.4

Anton Jurko. Prodromus der Cynosurion-Gesellschaften in den Westkarpaten. Folia geobotanica et phytotaxonomica. Praha, 1974, 9 : 1—44. (**Антон Юрко.** Продромус сообществ порядка Cynosurion в Западных Карпатах)

K. K. GABBASOV, B. M. MIRKIN. (A REVIEW)

Разработанный А. Юрко (Jurko, 1973) метод многосторонней дифференциации (Multilaterale Differenziation) классификации фитоценозов представляет один из вариантов решения проблемы «дефицита» характерных видов. В новой работе Юрко приводится пример метода многосторонней дифференциации для составления синтетической таблицы и синтаксономического анализа союза Cynosurion.

Рецензируемая работа имеет объем в 43 страницы. К статье приложен изданный офсетным путем лист синтетической таблицы размером 40×50 см. Наконец, одновременно с публикацией статьи Юрко размножил на ротапринте своеобразное приложение к ней — список 577 редких видов, который рассылается кругу лиц, проявивших интерес к этой работе. Нельзя не отметить рациональности такой «двуступенчатой» публикации материалов.

Статья состоит из следующих разделов: Введение (2 стр.), синтаксономические проблемы (2 стр.), родственные связи Cynosurion с другими союзами (2 стр.), документация растительных сообществ (13 стр.), синтаксономические единицы союза Cynosurion — обзор внутрисоюзной таксономии (22 стр.), Заключение (1 стр.).

Оценивая структуру статьи, нетрудно видеть, что основной ее объем — это характеристика фактического материала. Такого рода структура публикаций весьма характерна для сигматистов.

Давая историческую справку о фитоценологии союза Cynosurion, Юрко указывает, что массовые материалы для его характеристики были получены лишь за последние двадцать лет, да и само выделение союза Р. Тюксеном датируется 1947 годом. К настоящему моменту возникли несоответствия между обработками разных авторов и составление продромуса являлось назревшей задачей.

Поскольку союз Cynosurion флористически недостаточно четко отграничен от остальных союзов порядка Arrhenatheretalia Pawlowski (1928), наиболее приемлемым методом синтаксономического анализа оказывается многосторонняя дифференциация. Отсылая интересующихся к ранее опубликованной статье Юрко или к рецензии на эту работу, напомним основные моменты его подхода.

1. Отсутствие видов является таким же диагностическим признаком, как и их присутствие.

2. Синтаксономический анализ обзорной таблицы проводится одновременно с учетом всех видовых блоков разной таксономической значимости (блоки подсоюза, ассоциации, субассоциации, варианта), поэтому диагностический блок каждой единицы содержит не только (и не столько) ее характерные виды (которых обычно немного или они даже могут отсутствовать), но также виды блоков вышестоящих единиц с более широкой эколого-ценотической амплитудой, которые у границ своего ареала также имеют диагностическое значение для выделения более дробных единиц.

3. Видовой блок состоит из двух частей: а) группы разделительных видов с высокой встречаемостью и обычно с достаточно высоким обилием, что позволяет им выступить в качестве доминантов или содоминантов; б) группы индикаторных видов, имеющих более низкую встречаемость и, как правило, не являющихся доминантами.

4. Количественные придержки для определения преобладающей группы при выделении единиц на основании соотношения нескольких блоков.

Обсуждая синтаксономические проблемы союза Cynosurion, автор подчеркивает, что огромную роль в формировании этих сообществ играет антропогенный фактор, и в первую очередь выпас, вызывающий конвергенцию физиономических характеристик экологически различных сообществ. Антропогенное воздействие, видимо, является главным фактором, дифференцировавшим сообщества Cynosurion внутри порядка Arrhenatheretalia, и поэтому основным критерием отличия Cynosurion является не группа характерных видов, а отсутствие видов из характерных комбинаций других союзов этого порядка.

Главные компоненты (Hauptkomponenten) союза состоят из 18 видов (в том числе всего три характерных вида союза: *Trifolium repens*, *Leontodon autumnalis*, *Cynosurus cristatus*), семь относятся к характерным видам прочих союзов этого порядка и восемь — к индифферентным. Главные компоненты, как подчеркивает автор, определяют сообщества союза физиономически и, как правило, являются доминантами и содоминантами.

Рассматривая фитоценотические связи Cynosurion с другими союзами, автор приводит характерные виды семи союзов, которые наряду с Cynosurion входят в порядок Arrhenatheretalia. Особо отмечаются также те элементы флоры, которые роднят все союзы внутри порядка.

Приводя список исходной документации, использованной для составления синтетической таблицы, Юрко не только отмечает литературные источники, но и дает свои краткие комментарии трактовок единиц, которые были выделены разными авторами. Всего он использовал 56 литературных источников (основные авторы Krippelova, Jurko, Grodzińska et Zarzycki). В результате этого сконцентрировано 872 описания, объединенных в 91 исходную элементарную единицу (т. е. фитоценон), сравнение которых выполнено в ходе таксономического анализа методом многосторонней дифференциации.

Синтаксономия союза Cynosurion Tüxen (1947) свелась к выделению двух подсоюзов Lolio-Cynosurion Suball. nova для богатых и Polygala-Cynosurion Suball. nova для бедных почв. Для каждого подсоюза выделено по 2 ассоциации. Так, внутри первого подсоюза рассмотрены Trifolio-Lolietum Krippelova и Lolio-Cynosuretum Tüxen, внутри второго — Festuco-Cynosuretum Tüxen ap. Buk (1942) и Anthoxantho-Agrostietum Sillinger (1933) et Jurko (1969). Внутри ассоциации выделено от двух до четырех субассоциаций, которые в свою очередь делятся на варианты (всего внутри союза Cynosurion рассмотрено 28 вариантов).

Каждая выделенная единица описана в тексте, где перечислены характерные разделительные и индикаторные виды.

Однако словесная часть характеристики является лишь дополнением к приведенной синтетической таблице, где показаны диагностические блоки от подсоюза до субассоциации, и к трем таблицам, в которых приведены дифференциальные виды вариантов.

В отечественной геоботанике опыт составления синтетических таблиц фактически отсутствует, кроме того, сам автор рецензируемой работы в значительной степени отошел в форме своей таблицы от традиционных построений сигматистов; поэтому остановимся на ее характеристике несколько подробнее.

Синтетическая таблица в целом составлена в соответствии со схемой диагностических блоков, которая была опубликована автором ранее и процитирована нами в рецензии на его работу (Габбасов, Миркин, 1974). В таблицу включены 119 видов, для которых в 91 столбце, соответствующем фитоценонам, указано постоянство по пятибалльной шкале. 37 видов, кроме того, приведены по два раза — как характерные виды союзов и подсоюзов и как диагностические элементы ассоциаций и субассоциаций. Во втором случае виды заключены в скобки и приведены без авторов. Как уже отмечалось, повторное использование диагностических видов высших единиц при установлении единиц низших рангов является особенностью подходов Юрко. Например, характерные комбинации видов подсоюзов оказываются также диагностическими видами в области перекрытия их амплитуд и в рамках подсоюза Lolio-Cynosurion служат основанием для выделения субассоциации Lolio-Cynosuretum alchemilletosum, а в рамках подсоюза Polygala-Cynosurion — ассоциации Festuco-Cynosuretum. Для наглядности автор обрамляет диагностической рамкой (более толстой для разделительных видов и более тонкой для индикаторных) только «рабочую» часть амплитуды блока у его эколого-ценотической границы, а направление распространения вида в остальных единицах показывает стрелками.

Всего в таблицу включены 14 диагностических блоков, блок главных компонентов союза (Hauptkomponenten) и блок близких видов (Nebenkomponenten), представляющих связующие нити с остальными союзами порядка.

Таблица привлекает наглядностью и позволяет документировать классификационную концепцию автора, критически рассматривать ее и соглашаться или не соглашаться с трактовками единиц, предложенных в продромусе.

Поскольку растительному покрову присуще свойство континуума, любая классификация, выдержанная в логике иерархической системы, будет условной и при определении ранга единиц неизбежно сказывается субъективность исследователя. Известно, что синтаксономический анализ — это сфера такта исследователя. Поэтому предложенное Юрко разделение союза, видимо, можно оспаривать. Можно также подвергнуть сомнению и целесообразность показа диагностической рамкой лишь части амплитуды группы; это наряду с освобождением таблицы от фактических значений постоянств (посредством стрелок) и повторным приведением в диагностических блоках ассоциаций и субассоциаций элементов блоков союза и подсоюзов ведет к внешнему сходству результатов многосторонней дифференциации и применения традиционной дихотомической системы ортодоксальных сигматистов. Представляется, что достоинства подхода Юрко (гибкость, индуктивность, политомичность, свобода от предвзятых диагнозов, полное использование флористических списков) столь очевидны, что эта дань традиции не оправдана.

В соответствии с Резолюцией 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности (Ленинград, 1971) геоботаники должны больше внимания уделять флористическим критериям и географическому анализу ареалов единиц растительности. Немалую помощь в этом могут оказать интересные разработки А. Юрко, который творчески подходит к классификационной концепции сигматизма.

ЛИТЕРАТУРА

Габбасов К. К., Б. М. Миркин. (1974). A. Jurko. Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Praha, 1973, 45 : 41—69). *Рец.* Бот. ж., 59, 8.— Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia, 45.

Габбасов К. К., Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР, Уфа.

Получено 10 XI 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.88 (571.6)

А. И. Шретер. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М., «Медицина», 1975 : 1—328. Тираж 9000 экз. Цена 1 р. 92 к.

E. V. KUCHEROV. *A. I. SHRETER.* MEDICINAL FLORA OF SOVIET FAR EAST

Советский Дальний Восток является богатейшим источником многих новых полезных растений, которые широко используются для заготовки ценного сырья в дикорастущих зарослях, а также в посевах и насаждениях вводимых в культуру видов. Дальний Восток известен как родина женьшеня *Panax ginseng*, сравнительно недавно вошедшего в медицину элеутерококка *Eleutherococcus senticosus*, аралии *Aralia mandshurica* и других специфичных для него лекарственных растений. Многие виды кормовых и силосных растений (*Aralia cordata*, *Polygonum weyrichii*, *P. sachalinense* и др.), произрастающие на Дальнем Востоке, впервые были предложены для хозяйственного использования учеными дальневосточных научных учреждений.

Поиски полезных растений среди дикой флоры на советском Дальнем Востоке продолжаются, они весьма плодотворны. Прекрасные примеры их эффективности приведены в недавно опубликованной монографии А. И. Шретера.

Автор более 20 лет изучает богатейшую флору этого уникального региона Советского Союза. Десятки экспедиций, сотни исхоженных троп, тысячи гербарных листов, десятки тысяч анализов, упорный кропотливый

труд позволили ему написать книгу, которая дает весьма полное представление о лекарственных растениях Дальнего Востока. Группа сотрудников Всесоюзного института лекарственных растений во главе с А. И. Шретером обследовала Приморье, Приамурье, Сахалин, Камчатку, Курильские острова. На этой огромной территории (более 2 млн км^2) они обнаружили около 1000 видов растений, используемых в научной и народной медицине; таким образом, почти треть от общего числа видов дальневосточной флоры являются целебными. Автор с рядом сотрудников института провел предварительное изучение химического состава почти 1500 видов.

Монография А. И. Шретера — первая для этой части Советского Союза сводка о химическом составе и применении растений в медицине. Кроме собственных исследований, использовано свыше 500 источников. Учтены данные не только русских и советских авторов, но и также сведения индейцев, данные китайской, индийской, тибетской и арабской медицины. Все это значительно обогатило книгу интереснейшим материалом.

В Предисловии автор справедливо отмечает, что поиски новых лечебных препаратов растительного происхождения сдерживает отсутствие сводок об использовании растений в народной медицине и изучении их химизма. Наличие таких сводок будет способствовать более быстрому нахождению в дикой флоре перспективных растений.

Шретер расположил описания видов по системе А. Энглера, уточнив латинские названия таксонов по данным последних лет. Для каждого вида указано распространение на территории советского Дальнего Востока, отмечена перспектива заготовок, приведены данные о применении в народной и научной медицине и результаты медико-биологического изучения.

В начале описания большинства из 120 семейств приводятся краткие сведения о необходимости изучения тех или иных видов как перспективных для медицины. К сожалению, эти рекомендации очень лаконичны. Для многих семейств, состоящих из нескольких видов, отмечаются только некоторые, а в отдельных случаях рекомендации вообще отсутствуют. Например, на стр. 21 в сем. *Selaginellaceae* указано для советского Дальнего Востока 8 видов, описан один — *Selaginella tamariscina*, а представляют ли интерес остальные — неизвестно.

На стр. 40 указано, что в сем. *Cyperaceae* на Дальнем Востоке зарегистрировано 232 вида, а описано только 12. Тут же отмечено, что род *Carex* (185 видов) не перспективен для медицинского использования, хотя на стр. 41 описано четыре перспективных вида из этого рода и еще отмечено, что недавно алкалоид бревиколлин обнаружен в *Carex brevicollis*, нашедший применение в медицине. Таких примеров можно привести много.

Нам кажется, что вместо лаконичных упоминаний при описании семейств лучше было бы в конце книги дать специальный раздел, в котором отметить, какие таксоны особенно перспективны для изучения и в каких направлениях следует работать дальше. В этом же заключении должны быть подведены итоги многолетних исследований автора.

Шретер при описании видов указывает возможности их заготовок на советском Дальнем Востоке. Как правило, приводятся округленные цифры: «Сбор даже 1 ц невозможен» (стр. 64); «Возможен сбор нескольких тонн» (стр. 65) и т. д. В отдельных случаях автор пишет: «Сбор даже 1 кг вряд ли возможен» (стр. 65). Нам кажется, здесь надо было прямо написать, что растения данного вида заготавливать нельзя, а его заросли необходимо охранять путем устройства заказников и памятников природы. Таких видов на Дальнем Востоке (как это следует из монографии) довольно много: *Matteuccia orientalis*, *Asplenium ruta-muraria*, *Ophioglossum vulgatum* и др. Автору, вероятно, следовало бы перечислить их в заключительном разделе.

Иногда Шретер, отмечая возможность заготовок сырья, приводит очень большие цифры. Например, на стр. 31 указано, что допустим сбор многих тысяч тонн *Potamogeton natans*; но не приведет ли это к уничтожению вида, если возникнет спрос на сырье?

Монография Шретера насыщена огромным фактическим материалом, из которого видно, насколько плодотворно изучали лекарственные растения ученые многих стран мира. В списке литературы приведено свыше 560 источников, из них 154 работы иностранных авторов. Только около 90 работ выполнены непосредственно на материалах, полученных на советском Дальнем Востоке. Следовательно, предстоит еще значительное всестороннее изучение химического состава и применения лекарственных растений. Монография Шретера во многом поможет исследователям более целенаправленно изучать флору.

Распространение каждого вида дано автором в основном по флористическим районам, выделенным В. Н. Ворошиловым во «Флоре советского Дальнего Востока» (1966). В то же время Шретер вносит ряд уточнений в данные о географическом распространении видов.

Книга издана хорошо. Удачно выполнена обложка. К сожалению, латинские названия набраны таким же шрифтом, как и русские.

В книге нет иллюстраций. Желательно было бы поместить несколько цветных рисунков наиболее перспективных для изучения видов лекарственной флоры советского Дальнего Востока.

Монография А. И. Шретера является примером региональных сводок по лекарственным растениям. Она, несомненно, будет встречена с большим интересом всеми специалистами, изучающими лекарственную флору, — ботаниками, фармацевтами, фармакологами, врачами.

Е. В. Кучеров.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
г. Уфа.

Получено 11 XII 1975.

УДК 019.41 : 002.01 (083.71) 632.51 (255)

И. Т. Васильченко, О. А. Пидотти. Определитель сорных растений районов орошаемого земледелия. Изд. 2-е, дополненное и переработанное. Л., «Колос», Ленинградское отд., 1975 : 1—376. Тираж 15 000. Цена 94 коп.

M. I. KOTOV. *I. T. VASSILCHENKO, O. A. PIDOTTI.*
THE HAND-BOOK OF RUDERAL PLANTS OF IRRIGATED AGRICULTURE REGIONS. 1975

Выход в свет 2-го издания «Определителя сорных растений» следует приветствовать. Это очень ценная книга. В ней даны таблицы для определения растений, описания их и сведения о распространении в 14 принятых авторами районах орошаемого земледелия: Присырдарьинском, Зеравшанском, Южно-Узбекском, Южно-Таджикском, Каракумском, Приаральском, Нижне-Волжском, Предкавказском, Восточно-Закавказском, Западно-Закавказском, Южно-Закавказском, Нижне-Донском, Крымском, Причерноморском.

Список растений, приведенный в «Определителе», я могу дополнить по Предкавказскому, Нижне-Донскому, Крымскому и Причерноморскому районам, в которых я работал. Собранные мною растения находятся в гербарии Института ботаники АН УССР. Авторами пропущены 8 видов: *Salvia reflexa* Hornem. — Предкавк.: Ставропольский край, местами в большом количестве; *Orobanche mutelii* Schultz — Крым; *O. brassicae* Novopokr. — Причерн.: Одесса, Ростов; *Ambrosia aptera* DC. — Крым, Алуштинский р-н; *Galinsoga quadriradiata* Ruiz. et Pav. — Предкавк.: Минеральные Воды, Пятигорск, Нальчик; *Xanthium brasilicum* Vellozo — Причерн.; *Xanthium pensylvanicum* Wallr. — Крым, Ялта, Причерн.: Каховка; *X. italicum* Moretti — Крым, Симферополь, Причерн.: Вилково, Мелитополь.

Новинками для Кавказа являются 2 адвентивных растения: *Sisymbrium wolgense* Bieb. — Предкавк., Кабардинка и *Ximenesia encelioides* Cav. —

Предкавк., Ставропольский край, Петровский край, Благодатное (собрано О. Н. Дубовик); *Solanum rostratum* Dun. —Предкавк.: Ставропольский край, Ипатово; *Helianthus lenticularis* Dougl. — Калмыцкая АССР, Ипатьевский р-н, Бурукшунский птичий заповедник. Для Крымского р-на не приведены 5 видов сорных растений: *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm., *Caucalis platycarpos* L., *Glaux maritima* L., *Artemisia annua* L., *Pulicaria uliginosa* Stev. В «Определителе» впервые для Крыма и Кавказа (Зап. Закавк.) указано новое сорное растение *Pueraria hirsuta* (Thunb.) C. K. Schneid.

Издан «Определитель» хорошо, большим тиражом — 15 000 экземпляров, в переплете, на хорошей бумаге, с 80 рисунками. В «Определителе» имеются Приложения: «Таблица для определения важнейших многолетних и паразитных видов сорных растений в нецветущем состоянии»; «Методические указания по сбору, определению и учету сорных растений», «Объяснения морфологических терминов»; составлены также «Указатель русских названий семейств» и «Указатель латинских названий растений».

На стр. 234 для *Androsace turczaninovii* Fr. и на стр. 281 для *Orobanche ramosa* L. не указано распространение. Ошибочно на стр. 179 приведено несорное растение *Linaria genistifolia* Mill. вместо сорного *L. maeotica* Klok.

М. И. Котов.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 31 XII 1975.

УДК 019.941 : 082.2 : 63 : 581.524

Вопросы агрофитоценологии. Ред. Р. Г. Минибаев. Сборник научных трудов, вып. 78, сер. биолог. наук, № 10. Башкирский государственный университет. Уфа, 1974 : 1—146. Цена 85 коп.

R. SH. KASHAPOV. (A REVIEW). PROBLEMS OF AGROPHYTOCOENOLOGY. A SYMPOSIUM. 1974

Использование методов, которые применяются к исследованию естественных фитоценозов, для изучения агрофитоценозов не является новым. Эта проблема уже имеет свою историю, и ей посвящена достаточно обширная литература. Однако до сих пор не установлен «баланс» между агрофитоценологией и фитоценологией естественной растительности и некоторые агрофитоценологи нередко механически переносят на пашенную растительность закономерности, выявленные при изучении естественной растительности. Мы причисляем к таким исследователям, в частности, Н. С. Камышева, М. В. Маркова и некоторых других. В связи с необходимостью выяснения соотношений между классической фитоценологией и агрофитоценологией заслуживает внимания сборник статей, выпущенный кафедрой ботаники Башкирского университета.

Сборник распадается на две части: первая, бо́льшая часть является пособием для студентов университета, изучающих курс агрофитоценологии; вторая — включает несколько сообщений частного характера. Целью настоящей рецензии является обсуждение первой части сборника, которая написана Р. Г. Минибаевым, Ф. М. Хановым, Р. В. Уразметовым и Г. Г. Кузяхметовым.

Авторы отмечают, что издания подобного рода отсутствуют. Это положение устарело, так как два года назад издательством Казанского университета опубликован учебник М. В. Маркова «Агрофитоценология», и, видимо, за время, прошедшее после выпуска учебника, у авторов была возможность дать хотя бы соответствующее подстрочное примечание. Однако, оценивая в целом компактное пособие (его объем всего 71 страница) башкирских авторов, следует отметить, что оно не дублирует учебника Маркова и отличается в ряде случаев большей оригинальностью содержания

и современностью. Видимо, есть смысл коллективу агрофитоценологов Уфы продолжить работу в этом направлении; поэтому давая в целом положительную оценку их работе, мы сосредоточим внимание на ее дискуссионных моментах и недостатках.

Сборник открывается вводными разделами, которые посвящены обоснованию актуальности агрофитоценологических исследований и периодизации развития агрофитоценологии. Вполне объективным выглядит выделение трех этапов: до работы М. Ф. Короткого (1912), от работы Короткого до Первого всесоюзного совещания по агрофитоценологии в Казани (1912—1962) и период после 1962 г.

Использование в качестве «репера» талантливой работы ботаника-любителя, военного по профессии, М. Ф. Короткого правомерно, так как в ней он впервые подвергнул серьезному разбору вопрос, являются ли фитоценозами пашенные сообщества.

Рассматривая основные элементы структуры агрофитоценозов, авторы уделяют внимание особенностям их как объектов геоботанического изучения, подчеркивают специфичность этих фитоценозов и недопустимость механического перенесения на них тех закономерностей, которые установлены для естественной растительности.

Авторы подчеркивают, что главные отличия агрофитоценозов — принудительная смена доминантов, антропогенный эдафический фон, ослабление процессов саморегуляции, флорогенетический отбор видов при отсутствии селектогенеза (т. е. в ходе культуры отбирались не сочетания видов, а отдельные, более или менее независимо эволюционирующие сорные виды).

Кратко рассмотрены культурные доминанты агрофитоценозов с показом площади каждого в посевах Башкирии, охарактеризован систематический состав сорно-полевой флоры республики. Семейства расположены по системе Энглера, что неудобно: принятая у ботанико-географов последовательность рассмотрения семейств в порядке снижения числа входящих в них видов (на данной территории) была бы более уместной. Дана характеристика микроорганизмов и зоокомпонентов агрофитоценозов Башкирии, причем особенно подробно рассмотрены почвенные водоросли.

По существу совершенно новой является теоретическая разработка главы «Динамика агрофитоценозов». Вслед за Марковым авторы рассматривают филагроценогенез, но с теми критическими замечаниями и дополнениями, которые были сделаны Б. М. Миркиным (1971) в рецензии на эту публикацию Маркова (1970). В частности, к 5 этапам (заостренная палка, мотыга, деревянный плуг, железный плуг на конной тяге, железный плуг на машинной тяге) добавлены еще 2 этапа: химический и биологический. Последний этап, когда регулирование численности сорняков будет достигнуто с помощью биологических способов без использования гербицидов, естественно, не достигнут, и поэтому является гипотетическим.

Кратко рассматриваются сукцессии. Как фактор сингенеза отмечено появление на полях сорных растений. Видимо, к этому же типу смен нужно отнести и изменения в травостое в результате тех или иных отношений между бобовыми и злаками, складывающимися в травосмесях (авторы трактуют это как эндоэкогенез). Гологенетическими сменами они называют изменения характера засоренности полей поймы в результате развития форм ее поверхности, а гейтогенезом — изменения состава агрофитоценозов при осушении или удобрении.

Более подробно охарактеризованы флюктуации, которые подразделяются на антропогенные (связанные с ротацией севооборота) и климатогенные. Даны интересные примеры количественной характеристики этих флюктуаций.

Приведены кривые цветения для показа закономерности сезонного развития агрофитоценозов.

В главе «Особенности сорных компонентов агрофитоценоза» рассмотрены вред, приносимый сорными растениями посевам, источники засорения полей, их плодовитость, способы распространения, основные жизненные

формы (биотипы). В этом разделе авторы не вполне последовательны: после перечисления различных типов малолетников и многолетников они рассматривают карантинные сорняки, т. е. группу, которую выделяют не по типу строения подземных органов или длительности жизни, а по другому критерию — опасности распространения. Далее дана характеристика сорной флоры Башкирии: приводится общее число видов, и они подразделяются по следующим показателям: происхождение (антропохоры и апофиты), отношение к увлажнению и богатству почвы, степень распространения в разных районах Башкирии. Авторами использована шкала Минибаева, включающая 8 разрядов по увлажнению и 7 — по богатству почвы. В общих чертах сказано, что она создана на основе шкал Л. Г. Раменского, но не раскрыто, каким образом выполнена эта трансформация.

В главе «Классификация агрофитоценозов» рассмотрены основные подходы к этой проблеме. Подробно описана классификация культурной растительности А. А. Ниценко (1962), классификация по доминантам-сорнякам Р. Г. Минибаева (1963), по детерминантным видам Б. М. Миркина и Ф. М. Ханова (1967). Дана краткая негативная оценка классификациям агрофитоценозов по доминантам из числа культурных и сорных видов. Этот раздел производит впечатление неполного. Лишь вскользь упомянуты классификационные подходы к агрофитоценозам в школах сигматистов; между тем подробная характеристика работ в этой области, которые опубликованы Р. Тюксеном, Г. Элленбергом и группой геоботаников из Галле (Р. Шуберт, Э. Видендрод, В. Хильбиг, Э. Манн и др.), очевидно, необходима для формирования у студента достаточно полного представления об агрофитоценологии.

В главе «Вопросы повышения продуктивности агрофитоценозов» рассмотрены агротехнические, химические и биологические методы борьбы с сорными растениями.

Книгу заключает глава «Методика маршрутного изучения агрофитоценозов», которая также нуждается в значительном дополнении. В целом рекомендованный для маршрутного обследования массовый учет на площадках 0.25 м^2 с использованием глазомерной оценки проективного покрытия (по глазомерной пятибалльной шкале), видимо, вполне пригоден для получения репрезентативной, хотя и не точной информации; правильно описана методика использования перфокарт. Методика корреляционного анализа, описанная в рецензируемой работе, уже устарела, могут быть рекомендованы более экономичные методы с применением программ для ЭВМ.

Заканчивая рецензию, нужно подчеркнуть, что качество сборника снижается погрешностями технического характера. В рецензируемом пособии есть досадные опечатки (Маурия вместо Мауринь, эцензис вместо эцезис).

Однако, несмотря на недостатки, работа в целом производит хорошее впечатление. Появилось ценное пособие для изучения агрофитоценологии. Достоинством работы является ее тесная увязка с конкретным материалом по Башкирии. Некоторая локальность искупается его полезностью для студентов, подготавливаемых для работы в Башкирии.

Р. Ш. Кашапов.

Башкирский государственный
педагогический институт,
г. Уфа.

Получено 15 IV 1975.

УДК 019.941 (03)-71 [58+59]

П. З. Босек. Растения Брянской области. Справочное пособие. Приокское книжное издательство, Брянское отделение. Брянск, 1975 : 1—463. Цена 82 коп.

A. K. SKVORTSOV, V. V. MAKAROV. *P. Z. BOSEK.* PLANTS OF THE BRYANSK PROVINCE. 1975

Серьезное флористическое изучение территории теперешней Брянской области началось еще в первой половине XIX в. Для западной части области (принадлежавшей тогда к Черниговской губернии) превосходная для своего времени флористическая сводка была дана А. С. Роговичем в его классическом «Обозрении сосудистых и полусосудистых растений, входящих в состав флоры губерний Киевской, Черниговской и Полтавской» (1855, 1869). Рогович сам был родом из хутора Роговичева бывшего Стародубского уезда Черниговской губ. (8 км западнее села Погар — некогда вотчины князей Пожарских, а ныне районного центра в Брянской области). Будучи профессором Киевского университета, Рогович проводил летние каникулы также и на своем хуторе и, разъезжая по не столь дальним окрестностям, весьма подробно изучил здешнюю флору. Существенная часть его гербария (ныне хранящегося в Киеве) была собрана именно на территории, относящейся теперь к Брянской области. В дальнейшем появился еще ряд работ, содержавших те или иные дополнения к флоре Брянщины. Однако в целом область оставалась (и в значительной мере остается и сейчас) флористически недостаточно изученной. Полной специальной сводки по флоре области до сих пор не было; указания в известной «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского изобилуют немалыми пропусками, иногда ошибочны, так что по этой сводке о флоре Брянской области судить можно только приближенно.

И вот наконец перед нами — первая полная сводка по флоре Брянской области. Ее автор — преподаватель совхоза-техникума в с. Кокино под Брянском, до сих пор не известный в ботанической литературе. Книга предназначена для широкого круга читателей и носит популярный характер. Вместе с тем, не в пример авторам «Флоры средней полосы. . .», П. З. Босек постарался учесть всю известную ему литературу и, кроме того, пополнил список растений области большим количеством собственных находок. Поэтому мы полагаем, что этот труд заслуживает того, чтобы привлечь к нему внимание всех интересующихся флорой европейской части СССР.

Основная и важнейшая часть книги (стр. 59—421) — список видов дикорастущих и культивируемых сосудистых растений. После русского и латинского названий, иногда с синонимами, даются очень краткие сведения по экологии и распространению вида (обычно только по районам) в области, о его хозяйственном значении, а иногда и о каких-либо иных интересных особенностях. Ни ключей для определения, ни морфологических характеристик нет. Всего приводится 1496 видов, из них 344 культивируемых (часть последних видов указана без нумерации). Для 36 культивируемых видов известны единичные случаи дичания. Дикорастущих, следовательно, 1116. Среди культивируемых видов основное место занимают интродуцированные древесные породы, как встречающиеся в лесных, парковых и уличных посадках, так и известные только из Ботанического сада или дендрария в Брянске. Такое смешение природной флоры с интродуцированной флористу и ботанико-географу может показаться крайне непривычным или вообще неуместным. Но мы полагаем, что в популярной книге все это вполне оправдано. Если наша литература и по дикой флоре не слишком богата, то популярной, предназначенной для широкого круга читателей-неспециалистов, литературы по интродуцированным древесным породам и того меньше. А такому читателю, любителю природы, часто и не столь важно различать, дикое растение перед ним или культурное, а просто хочется знать: что это такое.

Список не является, конечно, критическим конспектом флоры области, да автор на это и не претендует. На каких источниках базируется список — не указано, однако нетрудно обнаружить, что источников два: литература и собственные материалы (гербарий и наблюдения) автора. Гербарные материалы, имеющиеся в различных ботанических учреждениях, очевидно, не изучались (имеется только несколько ссылок на гербарий Б. В. Гроздова, хранящийся в Брянском краеведческом музее). Однако относительно определения некоторых своих материалов автор консультировался со специалистами. К большому сожалению, он ничего не говорит, с какого времени он изучает Брянщину, не указаны ни маршруты по области, ни объем собранных материалов; ничего не сказано о современном месте хранения гербария и о передаче материалов или той или иной части дублетов в какие-либо известные гербарные хранилища.

В списке растений, естественно, наибольший интерес вызывают указания, принадлежащие самому автору и относящиеся к тем растениям, которые можно считать действительно новыми для области. Здесь нужно сказать, что П. З. Босек не всегда четко проводит границу между собственными и литературными данными, часто трудно решить, подтверждает ли он прежние находки или только их повторяет. Сколько видов, новых для области, обнаружил автор, он сам не указывает, однако наши примерные подсчеты показывают, что увеличение состава флоры по сравнению с «Флорой» Маевского составляет не менее 250 видов; исключив виды, приводимые в других источниках, получим более ста новых для области растений. Весьма существенное пополнение флоры! Немногие специалисты, долго работающие в том или ином районе, могут похвалиться таким ботаническим «уловом». Отметим некоторые наиболее интересные находки.

В Комаричском районе в долине речки Усожи обнаружена целая свита характерных видов среднерусской лесостепи: *Stipa joannis*, *Helictotrichon schellianum*, *Carex humilis*, *Allium flavescens*, *Veratrum nigrum*, *Delphinium cuneatum*, *Ranunculus illyricus*, *Potentilla arenaria*, *Vicia pisiformis*, *Viola pumila*, *Hypericum elegans*, *Echium russicum*, *Serratula heterophylla*, *Linosyris vulgaris*, *Scorzonera purpurea*. В других местах были найдены еще некоторые южные, преимущественно лесостепные виды *Rumex ucrainicus*, *Polycnemum majus*, *Trifolium fragiferum*, *Peplis alternifolia*, *Epilobium tetragonum*, *Sium sisaroideum*, *Verbascum phlomoides*, *Veronica austriaca*, *Marrubium vulgare*, *Galatella rossica*. В меньшей мере пополнены списки северных и западных видов; из первых заслуживают упоминания *Potamogeton filiformis*, *Glyceria lithuanica*, *Poa remota*, *Montia rivularis*, *Stellaria alsine*, *S. crassifolia*, *Melampyrum sylvaticum*; из вторых — *Orchis baltica*, *Carex umbrosa*, *Thesium linifolim*, *Lembotropis nigricans*, *Trifolium dubium*. Из последних видов два, именно *Carex umbrosa* и *Thesium linifolium*, являются новостью для всей средней полосы (последний вид, правда, фигурирует во «Флоре» у Маевского, издания 1964 г., но только как возможный).

Некоторые интересные указания нам кажутся сомнительными. Например, *Poa chaixii* приводится для местообитаний, явно этому виду не свойственных, таких, как пойменные болота и ольшаники; скорее всего речь здесь идет о *P. remota*. Мало вероятным кажется и нахождение сугубо южного вида *Glyceria arundinacea*. Признаки этого вида очень неточно описываются в литературе, в том числе и у Маевского, и думается, здесь скорее всего ошибка в определении. Сомнительно нахождение северной *Carex aquatilis* «изредка во всех районах области», а также западной *C. paniculata*, которую обычно путают с *C. appropinquata*. Очень странно нахождение *Fritillaria ruthenica* в Дятьковском районе — самом северном и «таежном» районе области. Не *F. meleagris* ли это в действительности? Сомнительно наличие в области, тем более «изредка почти во всех районах», *Pimpinella major*; скорее всего речь идет о вариантах изменчивости *P. saxifraga* (хотя в старых парках *P. major* могла бы встретиться, ибо она очень склонна дичать). Вызывает сомнение и указание на *Phlox sibirica*, который одичал в сосняке рядом с дендрарием Брянского лесхоза. Мы затруднились бы даже назвать ботанический сад в европейской части СССР, где бы

имелся в коллекции *Ph. sibirica*, одичание же этого вида и вовсе удивительно. Не одичала ли там одна из форм внешне похожего на *Ph. sibirica* американского вида *Ph. subulata*, которые, действительно, довольно часто разводятся, очень легко приживаются и, вероятно, могут дичать? Кстати, в Брянской области мы видели именно этот американский флокс, например в Трубчевске (особенно его много в городском парке). Также, по-видимому, неправильно указывается и *Rosa acicularis* в качестве разводимого растения. В западных областях часто разводят *R. pendulina*; несомненно, есть она и в Брянской области, но автором не указывается; однако, судя по рисунку, за *R. acicularis* автор принял не *R. pendulina*, а скорее всего какую-то форму *R. rugosa*. Неизвестна для флоры средней полосы и приводимая Босеком *Viola sylvestris*. Видимо, в данном случае автор повторяет без критического анализа указание Роговича. В действительности же *V. sylvestris* многих старых авторов есть *V. riviniana*. Конечно, есть и еще ряд замечаний, но оставим их до специальных публикаций.

Книга снабжена 425 рисунками: это несколько оригинальных ландшафтных фотографий, а в остальном, очевидно, заимствованные изображения отдельных видов растений. Источники, из которых взяты рисунки, не указаны. Рисунки весьма разные по исполнению, по степени приближения к «натуре», большинство из них вполне удовлетворительно, но есть и неудачные, возможно, испорченные при перерисовке, как, например, 103 (*Anthericum ramosum*), 116 (*Corallorhiza trifida*), 181 (*Alliaria officinalis*), 371 (*Digitalis grandiflora*). На рис. 222, долженствующем изображать *Sanguisorba officinalis*, соцветие показано поникающим: очевидно, изображен какой-то другой вид этого рода.

Кроме списка видов, книга содержит составленные в основном по публикациям Б. В. Гроздова очень краткие очерки растительного покрова и истории ботанического изучения Брянской области; главу «Методические советы по изучению флоры», ориентированную в основном на учащихся средних школ, списки литературы, видов растений, охраняемых на территории области, и охраняемых ботанических памятников, утвержденные Брянским облисполкомом в 1972 г. Эти общие разделы не вызывают каких-либо существенных возражений. Наоборот, очень радует пронизывающее всю книгу стремление помочь воспитанию бережного отношения к природе. Это стремление еще более подчеркнуто очень хорошим предисловием к книге, написанным председателем областного совета Всероссийского общества охраны природы, первым заместителем председателя Брянского облисполкома Г. Г. Коньковым.

Известно, что ботанические публикации, выпускаемые областными издательствами, обычно изобилуют досадными огрехами и опечатками, особенно в библиографии и в латинских названиях растений. Очень приятно, что рецензируемая книга, несмотря на ее популярный характер, лишена этих недостатков. Правда, бумага, на которой напечатана книга, очень плоха, — но это, возможно, уже не вина издательства.

Хотя труд П. З. Босека и не решает задачи создания современного научного конспекта флоры области (очевидно, это задача специалистов из научных учреждений), книга представляет собой несомненно весьма полезное пособие и в настоящее время является основным и единственно полным руководством по флоре области.

А. К. Скворцов, В. В. Макаров.

Главный
ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 26 II 1976.

Askell Löve and **Doris Löve**. Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz, J. Cramer, 1975: I—XXIII, I—598. **(А. Лёве и Д. Лёве.** Цитотаксономический атлас арктической флоры. 1975).

B. A. YURTSEV. (A REVIEW)

Недавно увидевший свет «Цитотаксономический атлас арктической флоры», составленный известными ботаниками (цитологами и систематиками) Аскелом и Дорис Лёве (Боулдер, США), — современная сводка данных по хромосомным числам арктических растений. Составление такой сводки стало возможным благодаря большому прогрессу, достигнутому в этой области в последние годы в северных странах Евразии и в Америке. Быстро растущая информация по хромосомным числам, рассеянная в многочисленных периодических и непериодических изданиях на разных языках, становится все более трудно обозримой. В появляющихся же время от времени мировых сводках данные по арктическим видам приходится «вылавливать» среди других несравненно более обильных сведений о хромосомных числах неарктических растений. Поэтому следует всячески приветствовать почин А. и Д. Лёве, взявших на себя нелегкий труд составления специальной сводки для Арктики в целом.

Высокая эрудиция в области ботаники и широкие международные связи позволили авторам достаточно полно охватить разнообразные литературные источники, содержащие данные по хромосомным числам. В частности, весьма добросовестно сведены работы советских ботаников, процитированные в библиографическом списке дважды: в общем списке, где русский текст транслитерирован на латинский (к сожалению, без дополнительного перевода названий работ на английский язык), и повторно в конце списка на русском языке.

Как известно, авторы настоящего «Атласа» опубликовали в прошлом (в 1942, 1948 и 1961 гг.) серию сводок о хромосомных числах растений северной Европы и других частей полярной безлесной области, что несомненно облегчило им составление настоящей, гораздо более полной сводки.

Для накопления и сортировки данных по хромосомным числам в основном был использован компьютер (за исключением последних этапов работы, проделанных вручную), что позволило авторам закончить столь трудоемкую работу за два года.

Наибольшая трудность, с которой встретились А. и Д. Лёве при подготовке «Атласа», заключалась в следующем. Как известно, единственная сводка, охватывающая флору Арктики в целом (исключая низкоширотные районы), опубликованная Н. Полуниным в 1959 г. (Polunin, 1959), во многом уже устарела. Кроме того, в ней далеко неполно учтены материалы по советской Арктике и слишком широко используется концепция «агрегатных видов», поэтому А. и Д. Лёве были вынуждены создать сводный критический список («checklist») циркумполярной арктической флоры как основу для составления сводки. Выполнить эту задачу было безусловно еще труднее, чем свести воедино распыленные данные по хромосомным числам. Не менее трудно было увязать хромосомные числа, выявленные различными авторами, с таксонами, принятыми авторами «Атласа», поскольку систематики и флористы, работающие в разных секторах Арктики, часто во многом расходятся в трактовке объемов одних и тех же видов и групп. Вся эта колоссальная работа проделана авторами в маленьком университетском городке штата Колорадо, в отрыве от крупных научных центров с их библиотеками и гербариями, и притом в рекордно короткие сроки!

Данная книга является вторым томом серии «Цитотаксономические атласы», публикуемых издательством Крамера (г. Лере, ФРГ). Первый том, посвященный флоре Словении, был подготовлен супругами Лёве два года назад (Löve A., D. Löve, 1974). Подробное библиографическое описание его дано в рецензии М. Э. Кирпичникова и Д. В. Лебедева

(1975). Оба тома составлены и оформлены в основном стереотипно, что избавляет от необходимости повторно давать детальное библиографическое описание. Отметим лишь, что во II томе (поскольку на заключительных этапах он составлялся вручную) опущены цифровые компьютерные коды для каждого вида; нет и общей характеристики таксонов (диплоид—полиплоид, агамоспермный и т. д.). Отличается сообразно специфике объекта и вводная часть книги, состоящая из нескольких глав.

В разделе «Географические границы территории» кратко обосновывается принятое авторами ограничение области арктической флоры. Границы Арктики, показанные на картосхеме (рис. 1 на стр. XI), полностью соответствуют границам «Арктической области», принятым в сводке «Арктическая флора СССР» (см. также: Толмачев, 1974). Юг Гренландии и Исландия, север Фенноскандии (но не Фареры!), а также корякско-анадырская подзона стлаников отнесены к Арктике, Командорские же и Алеутские острова не включаются в ее пределы. Таким образом «Арктика» авторов «Атласа» несколько у́же, чем северная безлесная область, но существенно шире «настоящей Арктики» в понимании Н. Полунина (Polunin, 1951, 1959).

В следующем разделе названы основные современные сводки по флорам разных секторов Арктики. Сообщается, что в «Атлас» не включены все явно заносные растения. Далее перечислены основные географические подразделения территории Арктики — широтные и долготные (они изображены на упомянутой выше картосхеме); соответствующие данные приводятся для каждого вида и подвида цифровым или буквенным кодом. Долготные секторы: 1 — арктическая Европа (включая Полярный Урал); 2 — арктическая Сибирь (включая Чукотку к западу от Чаунской губы); 3 — Чукотка (остальная) и Анадырь; 4 — острова Берингова моря, арктическая Аляска и Юкон, дельта Макензи; 5 — арктическая Канада (с Архипелагом); 6 — Гренландия. Широтные зоны: высокая и низкая Арктика («средняя Арктика» не выделяется); к «высокой» отнесены также Северный остров Новой Земли, о-ва Врангеля, Принс-Патрик и Мелвилл, север Баффиновой Земли, северная половина Гренландии.

В специальном разделе («Концепции и категории») кратко освещена авторская трактовка основных таксономических категорий (подробнее см.: Кирпичников, Лебедев, 1975). Подчеркивается тенденция к узкому пониманию семейств и особенно родов (на «биологической основе» оценки репродуктивных барьеров, связанных, в частности, с различием в основном числе хромосом); сходство или различие в числе хромосом является, по мнению авторов, одним из решающих критериев при определении подвидового или видового статуса для близких таксонов. Провозглашенные авторами принципы активно осуществлялись ими при составлении критического конспекта арктической флоры, что нашло выражение в дроблении целого ряда крупных родов на два или несколько (много) и в изменении статуса очень многих видов и рас. Соответствующие номенклатурные изменения, уже осуществленные в «Атласе», будут позднее узаконены в отдельной работе, подготавливаемой к публикации в журнале «Botaniska Notiser». В основном разделе книги изложению хромосомных данных по тому или иному роду предшествует перечень синонимических и иных названий, под которыми приводился включенный в сводку материал в работах других авторов; аналогичные перечни даются и под рубриками конкретных видов и подвидов.

В разделе «Хромосомная информация» сообщаются принципы отбора и изложения данных по хромосомным числам. После названия вида или подвида приводится число хромосом, которое авторы «Атласа» считают свойственным этому таксону. Ниже столбцом помещены конкретные данные, взятые из разных источников (при каждом числе цитируется фамилия автора и год публикации). В большинстве случаев эти числа совпадают, что иллюстрирует разделяемый супругами Лёве принцип Вильсона («правильно и точно ограниченный вид характеризуется только

одним числом хромосом», стр. XVIII). Специально оговорено, что авторы игнорировали и исключали из сводки «явно неправильные или неточные данные, ошибочно опубликованные под названием [таксона]», которое, как считают авторы «Атласа», «принимается ими в правильном смысле». Они «даже не упоминают эти данные в „Атласе“, так как не видят оснований для увековечения информации, очевидно ошибочной или таксономически подозрительной» (l. c.). Числа хромосом, подсчитанные на арктическом материале (если это известно авторам «Атласа»), подчеркнуты сплошной линией. В «Атласе» учтены все [«надежные»] данные, которые авторы смогли получить вплоть до сентября 1975 г. В конспект включены также виды, для которых число хромосом пока не установлено.

В интересном разделе «Немного статистики» приведены подсчеты некоторых соотношений в циркумполярной арктической флоре, ставшие возможными лишь на основе данной сводки. Согласно «Атласу», в Арктике произрастает 1629 видов, или 1899 рас (подвидов), относящихся к 404 родам и 106 семействам (для ястребинок, манжеток и одуванчиков приняты крупные виды — агрегации, соответствующие апомиктическим секциям). В сводку Полунина (Polunin, 1959) было включено 892 вида, относящихся к 230 родам. Столь внушительные расхождения в оценке таксономического разнообразия флоры Арктики отчасти объясняются более дробной трактовкой авторами «Атласа» всех таксономических категорий, а также прогрессом в изучении арктической флоры со времени выхода сводки Полунина. Во многом же разница зависит и от неодинакового ограничения территории Арктики: любое расширение этой территории к югу приводит к очень быстрому увеличению видового разнообразия.

Виды и подвиды, по данным Лёве, следующим образом распределяются между высшими таксонами: птеридофиты — 55 и 6, голосеменные — 9 и 1, однодольные — 426 и 85, двудольные — 1139 и 178. Цитологически изучено 90% видов; лишь 181 вид и 50 подвидов остаются неизученными. Для флоры высокой Арктики данные полнее: из 398 видов (51 семейство, 139 родов) цитологически пока не изучены лишь 7 (2%)! Эти 398 видов рассматриваются как остатки «старой третичной арктической флоры» и как фактические эндемики области (24%!); эндемиками высокой Арктики являются 18 видов (в том числе 6 видов однодольных и 13 двудольных). Среди полиплоидов 60% видов низкой Арктики, 70% представителей «высокоарктического элемента» (т. е. видов, зарегистрированных в высокой Арктике) и 80% эндемиков высокой Арктики. Приведенные цифры при всей их приближенности представляют несомненный интерес для оценки таксономической структуры арктической флоры и роли полиплоидии в ее формировании.

С выходом «Атласа» исследователи арктической области и других северных территорий Голарктиса получили ценную сводку, которая явится основой или отправным пунктом для самых разнообразных кариосистематических, таксономических, фитогеографических, флорогенетических и палеогеографических сопоставлений и заключений. Трудно переоценить значение «Атласа», и в особенности критического списка циркумполярной арктической флоры, для подготовки новой мировой сводки по «панарктической» флоре, необходимость создания которой была провозглашена на XII Международном ботаническом конгрессе (соответствующий параграф включен в Резолюцию конгресса).

Однако, оценивая «Атлас» как фундаментальное справочное пособие, нельзя не отметить и ряд недостатков — не только случайных и частных (избежать которых при составлении столь крупной сводки практически невозможно), но также и некоторых общих, связанных с самим подходом авторов к решению взятой ими на себя трудной и ответственной задачи.

К частным упущениям надо отнести включение в состав арктической флоры целого ряда видов, нигде, по-видимому, не обнаруженных в пределах Арктики, таких как *Claytonia eschscholtzii* Cham. s. str. — non *C. acutifolia* ssp. *graminifolia* Hult. (приведенное в «Атласе» число хро-

мосом относится к образцам с Колымского нагорья; см.: Жукова, 1966); *Papaver indigirkense* Jurtz., трактуемый в «Атласе» как подвид *P. radicatum*; *Corydalis pauciflora* (Steph.) Pers. s. str.; *Cardamine pedata* Rgl. & Til.; *Astragalus australis* (L.) Lam. s. str. (см. ниже); *Oxytropis subnutans* (Jurtz.) Jurtz. (в «Атласе» также не отражены повышение статуса этого таксона и его число хромосом 2n=48; см.: Юрцев, 1968); *O. marina* Vass., *O. middendorffii* Trautv. ssp. *albida* Jurtz., *O. incana* Jurtz., *O. scheludjakoviae* Jurtz., *Douglasia gormanii* Greene, *Patrinia sibirica* Juss., *Erigeron silenifolius* (Turcz.) Botsch., *Artemisia jacutica* Drob., *A. obscura* Pampan. и др. Напротив, целый ряд видов, известных в пределах Арктики, не включен в «Атлас». Таковы, например, *Ranunculus spitsbergensis* Hadač et Löve, *Braya siliquosa* Bge., *Cardamine hyperborea* O. E. Schulz s. str., *Dryas grandis* Juz., *D. ajanensis* Juz. s. l., *Potentilla jacutica* Juz., *P. inquinans* Turcz., *Oxytropis scamanniana* Hult., *O. roaldi* Ostenf., *Veronica («Pseudolysimachium») incana* L., *Plantago asiatica* L., *Saussurea oxyodonta* Hult., *Artemisia kruhsiana* Bess. s. str.., *A. subarctica* Kraschen. и др. Некоторые виды необоснованно сведены в синонимы, например, *Draba pilosa* DC. — в синонимы *D. alpina* L.; *D. pseudopilosa* Pohle — в синонимы *D. lactea* Adams; *Senecio («Tephroseris») jacuticus* Schischk. — в синонимы *S. atripurpureus* ssp. *tomentosus* (Kjellm.) Hult. (см. ниже), и т. д. Имеются неточности в характеристике долготного распространения таксонов; нередко хромосомные числа, подчеркнутые сплошной линией, были в действительности подсчитаны у неарктических образцов, и наоборот; иногда авторы «Атласа» неправильно приводят данные цитируемых ими авторов, например, удваивая указанное число [«*Papaver walpolei*» auct. =*P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky с о. Врангеля: в «Атласе» 2n=84 (стр. 273) вместо 42 в оригинале (Жукова, Петровский, 1971 : 300 и рисунок; Жукова и др., 1973 : 1336), или, напротив, уменьшая вдвое, как в случае *Potentilla villosa* Pall. s. l. в «Атласе» 2n=14 (стр. 334) вместо 28 в оригинале (Жукова, 1965 : 1002, табл. 1). К чести авторов нужно сказать, что число замеченных погрешностей такого рода относительно невелико.

Спорной является трактовка объема многих родов. Вообще в справочных изданиях, к числу каковых безусловно относится и «Атлас», рациональнее придерживаться более консервативной позиции в отношении трактовки объема основных таксонов, тем более что обоснование многих «реформ», проведенных авторами, в самой книге не дается. Из рассмотрения основных чисел хромосом некоторых новых или «воскрешенных» родов создается впечатление, что решающим аргументом для их выделения было несовпадение основного числа хромосом с таковым типического вида «материнского» рода. Так, едва ли можно принять выделение из рода *Rhodiola* L. (с *Rh. rosea* L. и его расами; x=11) двух новых родов: *Tolmachevia* Löve & Löve (x=9; сюда отнесены *Rh. atropurpurea* Turcz., не всегда легко отличимая от северных рас *Rh. rosea*, *Rh. integrifolia* Rafin., которую Хультéн считает подвидом *Sedum rosea* L. и отождествляет с предыдущим таксоном, и *Rh. krivochizhinii* Sipl.) и *Kirpicznikovia* Löve & Löve [=*Rh. quadrifida* (Pall.) Fisch. & C. A. Mey.]. Не менее спорным является выделение в особый род *Pediculariopsis* Löve & Löve (x=6) *Pedicularis verticillata* L., тесно примыкающего к вполне определенной группе горных мытников; однако для видов *Pedicularis* L. характерно другое основное число (x=8). В роде *Minuartia* L., согласно трактовке авторов «Атласа», нет ни одного арктического вида; те же, что были известны, отнесены к 6 родам: *Alsinanthe* (Fenzl) Rchb. (x=15), *Porsildia* Löve & Löve (x=10), *Wierzbickia* Rchb. (x=23), *Lidia* Löve & Löve (x=13), *Tryphane* (Fenzl) Rcb. (x=12), *Neumayera* Rchb. (x=13).

С другой стороны, трудно согласиться с включением рода *Puccinellia* Parl. в род *Phippsia* R. Br., несмотря на то что у обоих x=7 и что известны межродовые гибриды. Оба рода достаточно четко различаются морфологическими признаками колосков и цветков, каждый из них имеет свое особое эколого-географическое «лицо». Род *Phippsia* субэндемичен для Арктики.

Вызывает возражение и трактовка в качестве подвидов некоторых хорошо обособленных и вполне симпатрических таксонов, таких как *Arctous alpina* (L.) Niedenzu и *A. erythrocarpa* Small.

Однако наиболее серьезные, принципиальные возражения вызывает то, к а к авторы «Атласа» осуществляют девиз Вильсона: каждому виду — только одно число хромосом! Внимательное рассмотрение материалов «Атласа», относящихся к хорошо известным мне группам, показало, что А. и Д. Лёве почти систематически не включали в «Атлас» данные по числу хромосом, если они расходились с их представлением о «правильном» числе хромосом того или иного вида, либо же относили эти данные к другому, иногда и не близкородственному таксону только на основании совпадения числа хромосом, без изучения гербарных образцов. Вопрос же о том, какое именно число хромосом является единственно истинным для данного таксона, нередко также разрешался субъективно, без всякой попытки изучить хромосомные числа у типической популяции или хотя бы у популяций в соседних районах. Приведу примеры. Так, для *Luzula kjellmaniana* Miyabe & Kudo s. str. [которой, как показало изучение типового образца этого вида из сборов Чьельмана с берегов зал. Лаврентия (S), синонимична *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil.; см.: Hämet-Ahti, Virrankoski (1971)] приводится 2n=36 согласно подсчету Хэмет-Ахти и Виранкоски на Аляске; данные же П. Г. Жуковой (2n=24) для вполне типичной *L. tundricola* с о. Врангеля цитируются в «Атласе» под рубрикой *L. groenlandica* Böcher — расы *L. multiflora* (Retz.) Lej. s. l., с которой наши образцы не имеют ничего общего, кроме числа хромосом. 2n=24 ныне установлено и для нескольких других популяций *L. tundricola*, в том числе и с зал. Лаврентия. Необходимы сравнение типовых образцов *L. kjellmaniana (L. arcuata* f. *latifolia* Kjellm.) и *L. tundricola* (г. Анадырь) и повторное изучение образцов Хэмет-Ахти с 2n=36, так как это число характерно для *L. arcuata* (Wahl.) Sw. s. l.

Для *Salix polaris* Wahl. в «Атласе» приводится только 2n=114 (6x) на основе многократных подсчетов П. Г. Жуковой и др. на северо-востоке Азии, но не приведено ранее известное число 2n=76, установленное для Фенноскандии (области, откуда вид описан).

В подроде *Acetosella* рода *Rumex*, выделяемом авторами «Атласа» в самостоятельный род *Acetosella* (что далеко не бесспорно), В. В. Петровским и мной описаны 2 вида: *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky [*A. beringensis* (Jurtz. et Petrovsky) Löve & Löve] и *R. krausei* Jurtz. et Petrovsky [*A. krausei* (Jurtz. et Petrovsky) Löve & Löve], по характеру околоплодника примыкающие к подроду *Acetosa*; *R. beringensis* как бы замещает *R. graminifolius* Lamb. на Чукотском полуострове, *R. krausei* известен лишь на востоке полуострова (оба вида встречаются и на западе Аляски). Для *R. beringensis* установлено диплоидное число 2n=14 (определения из многих пунктов!), для *R. krausei* — 2n=21 (единственное определение). Для *R. graminifolius* s. l. из континентальных районов Чукотки установлены 4 числа: 14 (о. Айон; поселки Певек, Бараниха, Билибино, Амгуэма, Медвежка, Иллирней), 21 (три определения с о. Врангеля), 40 (Бараниха) и 56 (единственное определение с р. Куэквунь!). Почти все статьи, где приводятся эти данные, цитируются в «Атласе»; однако диплоидные числа, установленные для *R. graminifolius*, приписаны хорошо отличающемуся виду *R. beringensis*, а триплоидные (с о. Врангеля) — *R. krausei* (виду, наиболее своеобразному во всей группе; ничего подобного не встречается на о. Врангеля!). Сам факт установления нескольких чисел хромосом для полиморфного *R. graminifolius* на Чукотке (вне ареала *R. beringensis*!) сигнализирует о наличии нескольких хромосомных рас и заставляет искать корреляцию между числом хромосом и морфологией растений; однако до сих пор удовлетворительной корреляции найти не удалось.

Без изучения гербарных образцов массовые определения хромосомных чисел *Gastrolychnis affinis* (J. Vahl) Tolm. & Kozh. из Сибири и Чу-

котки (2n=48), равно как из арктической Америки и Гренландии (откуда вид описан), отнесены к морфологически отличному растению *G. angustiflora* ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh. (*G. involucrata* ssp. *tenella* (Tolm.) Löve & Löve). То, что типическому *G. affinis* свойственно 2n=24, нуждается в веских доказательствах; необходимо также показать отличия 24- и 48-хромосомных рас и проверить корреляцию этих отличий с «плоидностью». Непонятно, почему для *Dianthus repens* Willd., описанной из Сибири, приводится только 2n=30 по определению с запада Аляски, тогда как выявленное на Чукотке число 2n=60 опущено (см.: Жукова, 1966; Жукова и Петровский, 1975).

Для *Aconitum delphinifolium* DC. ssp. *delphinifolium* авторы «Атласа» приняли 2n=32 на основании определений советскими авторами образцов с Чукотки (западные и центральные районы), Камчатки и Корякского побережья — районов, где обитает ssp. *anadyrense* Worosch. (=*A. productum* Rchb.). Этот подвид не выделялся в более ранних наших публикациях, а потому соответствующий материал приведен в «Атласе» под названием двух разных подвидов: *A. delphinifolium* описан с о. Следж (Зап. Аляска) и по признакам цветка почти не отличается от узкоберингийского *A. paradoxum* Rchb. [*A. delphinifolium* ssp. *paradoxum* (Rchb.) Hult.] и более южной океанической расы *A. delphinifolium* ssp. *chamissonianum* (Rchb.) Hult., хотя достаточно четко отличается от ssp. *anadyrense* (*A. productum*); для ssp. *paradoxum* и *chamissonianum* определено 2n=16,[1] вероятнее всего, то же число будет выявлено и у типического подвида *A. delphinifolium*.

Для *Ranunculus borealis* Trautv. (описанного из Северного Казахстана!) авторы «Атласа» принимают 2n=28, ссылаясь на данные Р. Е. Крогулевича по Становому нагорью и три работы П. Г. Жуковой по Чукотке (в последних вид понимался широко, соответствующие подсчеты относятся к *R. turneri* Greene s. str.); поэтому отличающиеся данные по *R. borealis* с Таймыра (2n=14) отнесены к *R. acris* L. ssp. *pumilus* (Wahl.) Löve & Löve.

Серьезные погрешности допущены А. и Д. Лёве и в «оранжировке» наших данных по хромосомным числам эндемичного для Северо-Восточной Азии монотипного рода *Ermania* (*E. parryoides* Cham. ex Botsch.). Большинство подсчетов по материалам из разных пунктов, включая locus classicus (Авачинская сопка на Камчатке), дало 2n=24, но из двух пунктов берингийского побережья Чукотского полуострова определено диплоидное число 2n=12 (метафазные пластинки изображены в: Юрцев и Жукова, 1972, рис. 1, *2* и *3*). Авторы «Атласа» приводят наши данные по диплоидной *E. parryoides* под рубрикой. . . «*Ermania borealis* (Greene) Drury & Rollins»; [2] последняя представляет эндемичное для Аляски растение (род *Melanidion* Greene) и резко отличается от *E. parryoides*. Авторы «Атласа» необоснованно предполагают смешение нами двух столь различных растений; не ограничившись предположением, они вносят свою «поправку» в справочное издание!

Не менее серьезная погрешность допущена составителями «Атласа» и в таксономической интерпретации данных по хромосомным числам арктических представителей рода *Parrya* R. Br. s. l. (incl. *Neuroloma* DC.). Цитотаксономические исследования на Чукотке показали, что на Чукотке и в других районах северной Азии имеются две хромосомные расы *P. nudicaulis* (L.) Regel: диплоидная (2n=14) и тетраплоидная (2n=28), причем как диплоиды, так и тетраплоиды выявлены у представителей

---

[1] Данные Тэйлора и Муллигана по ssp. *chamissonianum* из архипелага Королевы Шарлоты А. и Д. Лёве поместили также под рубрикой *A. paradoxum* на основе совпадения числа хромосом.

[2] Автором данной комбинации является Hultén, а не Drury & Rollins, как указано в «Атласе»; Друри и Роллинс относят это растение к роду *Smelowskia* (см.: Drury & Rollins in Rhodora 54 (1952) : 111—120).

почти всех морфологически отличимых форм этого полиморфного таксона (Жукова и Петровский, 1971; Петровский, 1975); в цитированной работе П. Г. Жуковой и В. В. Петровского, на которую ссылаются и авторы «Атласа», приведены 10 диплоидных и 11 тетраплоидных определений числа хромосом только для чукотской *P. nudicaulis* (см. также изображения метафазных пластинок в той же статье). По неизвестной причине А. и Д. Лёве приводят для *P. nudicaulis* только тетраплоидные определения, а диплоидные (обнаруженные у морфологически неотличимых образцов) переносят под рубрику «*P. arctica* R. Br.», в числе синонимов которой они помещают *P. nudicaulis* ssp. *septentrionalis* Hult.; при этом даже не упоминается триплоидное число 2n=ca. 21, выявленное Москвиным и Хейли у *P. arctica* s. str. наряду с диплоидным 2n=14 (работа же цитируется: Mosquin & Hayley, 1966). Отождествляя два последних таксона (едва ли не единственным сходством которых являются неопушенные пластинки листьев), А. и Д. Лёве следуют Хультену (Hultén, 1971), который, однако, высказывается в предположительной форме. Своеобразие ситуации в том, что, по данным Жуковой и Петровского (1971 : 301), гололистная раса, трактуемая Хультеном в качестве ssp. *septentrionalis*, оказалась единственной формой полиморфного таксона *P. nudicaulis*, у которой обнаружено лишь тетраплоидное число! Кроме того, исследования В. П. Бочанцева (1972) показали значительную обособленность эндемичной для арктической Канады *Parrya arctica* R. Br. (типа рода *Parrya*) от всех остальных видов, относимых к роду *Parrya* (включая и *P. nudicaulis*), что и заставило Бочанцева восстановить род *Neurotoma* Andrz., отнеся его к трибе *Matthioleae* (монотипный род *Parrya*, по мнению Бочанцева, принадлежит трибе *Arabideae*).

Непонятно, на каком основании А. и Д. Лёве предпочли для *Saxifraga calycina* Sternb. (описанной с Чукотки, с берегов зал. Лаврентия) «выпадающее из ряда» хромосомное число 2n=52 по единичному определению Джонсона и Пакера из района мыса Томпсона на северо-западной Аляске [опубликованное под названием: *S. dahurica* Willd. ssp. *grandipetala* (Engl. et Irmsch.) Hult.]; многочисленные же определения числа хромосом для *S. calycina* из разных районов Чукотки и с Камчатки (2n=24) без изучения образцов отнесены к *S. unalaschkensis* Sternb. [*S. calycina* ssp. *unalaschkensis* (Sternb.) Hult.], представляющей всего лишь слабо обособленную локальную расу *S. calycina* (Hultén, 1973).

Я не перечисляю многочисленных случаев, когда определения хромосомных чисел, не совпадающие с «истинным числом» (как его представляют авторы «Атласа»), просто не упоминаются, хотя бы они приводились в тех же работах, где дано и «истинное число». Так, исключено выявленное на Чукотке и в Канадском архипелаге «второе» число для *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene, 2n=56 (преобладающее число 2n=70; однако эти подсчеты для других популяций). Парадоксальность ситуации в том, что о. Мелвилла, на котором выявлено 2n=ca. 56 (Mosquin & Hayley, l. c.), — locus classicus вида.

Только на основании совпадения хромосомных чисел (2n=28) данные по *Potentilla anachoretica* Soják [in Preslia 46 (1974) : 70—73; *P. czukczorum* Jurtz. nom. nudum], опубликованные Жуковой и Петровским (1971) под широким определением *P. multifida* L. s. l., приведены в «Атласе» под рубрикой *P. arctica* Rouy (*P. lapponica* Juz.), т. е. совсем другого, североскандинавского таксона. Вызывает протест и перенесение серии данных (три публикации!) по числу хромосом *P. nivea* L. (2n=28) с Чукотки под рубрику совершенно другого вида *P. uniflora* Ledeb., растущего в тех же районах и имеющего то же число хромосом [различия в размере хромосом 28-хромосомных рас обоих видов показаны на рисунке в цитируемой авторами «Атласа» статье Жуковой и Петровского (1971)]. Вполне возможно, что в пределах комплекса форм тесного родства *P. nivea* (только с войлочным опушением черешков) наши образцы заслуживают выделения в отдельный таксон, близкий к *P. nervosa* Juz., но отождествление с *P. uniflora* лишено основания.

Столь же произвольно распределены между разными таксонами и данные по числу хромосом в ряде групп родов *Astragalus* и *Oxytropis*. Так, в пределах *A. alpinus* L. s. l. морфологически выделяются две расы: низкоарктическо-альпийская ssp. *alpinus* и арктическая (на северо-востоке Азии и в Америке — преимущественно высокоарктическая) ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (*A. arcticus* Bge. non Willd.; *A. subpolaris* Boriss. et Schischk.). Наиболее постоянное отличие этих рас — соотношение в длине и ширине лодочки и крыльев. Для европейских популяций обеих рас установлено диплоидное число 2n=16, для восточносибирских и североамериканских — 2n=32, хотя южнее (в основном вне пределов Арктики) в границах южного типа выявлено и 2n=16 (см. также: Johnson, Packer, 1968). Искусственным упрощением этой сложной цитотаксономической ситуации представляется отнесение всех тетраплоидных форм к «восстановленному» (описанному из Америки) виду *A. astragalinus* (Hook.) Löve & Löve; остается неясным отношение данного таксона к двум вышеупомянутым расам, хорошо прослеживаемым и в Америке.

Еще более сложная ситуация выявлена в группе видов из родства *A. australis* (L.) Lam. (Юрцев, Жукова, 1968). Здесь в восточносибирско-западноамериканском секторе широко, хотя и со значительными дизъюнкциями, распространены арктический вид *A. richardsonii* Sheldon ap. Pors. и низкоарктическо-субарктический *A. tugarinovii* N. Basil. У каждого из них выявлены три хромосомные расы (2n=16, 32 и 48), ареалы которых существенно отличаются, местами же являются взаимно корреспондирующими; при этом в ряде долготных секторов плоидность местных хромосомных рас обоих видов не совпадает (так, западнее р. Лены диплоидная *A. richardsonii* соприкасается с тетраплоидной *A. tugarinovii*, хотя на Чукотке оба вида представлены тетраплоидными формами). В ареал тетраплоидной *A. tugarinovii* включен ареал октоплоидной *A. kolymensis* Jurtz. с 2n=64 (в верхнем течении Колымы последняя представлена хромосомной расой с 2n=96; Жукова, неопубликованные данные). Как же представлены материалы по этим видам в «Атласе»? Для аляскинской формы *A. tugarinovii*, описанной повторно с Аляски как *A. lepagei* Hult., приводится под последним названием 2n=16 со ссылкой на цитированную выше статью Джонсона и Пакера (1968) по флоре р. Оготорук (северо-западная Аляска); однако в этой статье нет оригинальных данных по растениям интересующей нас группы, а под рубрикой *A. australis* цитируются данные Фаварже для Швейцарии (2n=16, 32 и 48), Холмена (Holmen, 1962) и Хедберга (Hedberg, 1967) для Аляски (2n=32, относящиеся, согласно определениям Холмена и Хедберга, как раз к *A. lepagei*). Тем не менее А. и Д. Лёве приписали этому виду диплоидное число. Для *A. richardsonii* Sheldon s. str., описанного из Канады, приводится 2n=32 по данным Холмена и Хедберга для Аляски (относящимся, как уже было сказано, к *A. lepagei* Hult.) и данным Юрцева и Жуковой (1968) для северо-восточной Азии (2n=16 и 48, приводимые в той же работе, опущены). Методом исключения *A. tugarinovii* N. Basil. приписывается 2n=48, встречающееся значительно реже у этого таксона, чем 2n=32, и в районах, удаленных от locus classicus (низовья Енисея). При этом делается ссылка на статью Ледингама и Ривера (Ledingham, Rever, 1963), данные которых относятся к *A. richardsonii* из низовий Лены (подсчет путем проращивания присланных мною семян), и статью Юрцева и Жуковой (1968). Однако в последней статье число 2n=48 установлено по одному образцу, тогда как 2n=32 — по 14 образцам из 7 популяций и 2n=16 — также по одному образцу; тем не менее два последних числа авторы «Атласа» для *A. tugarinovii* не приводят.

К *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. s. str. (2n=16) приписаны и образцы *O. bryophila* (Greene) Jurtz. с Аляски, так как у них Холмен (Holmen, l. c.) выявил также диплоидное число.

Хультен (Hultén, 1967, 1968) перенес подушковидный амфиберингийский вид *Androsace* — *A. ochotensis* Willd. — в северозападноамериканский род *Douglasia* Lindl. на основе прежде всего габитуального сходства

первого с *D. arctica* Hook. и *D. gormani* Constance; однако сходство в жизненной форме далеко не столь велико, а по характеру венчика *A. ochotensis* четко отличается от настоящих *Douglasia*, но неотличима от других *Androsace* (см.: Hultén, 1968 : 742—743, рисунки). А. и Д. Лёве сделали в «Атласе» следующий шаг в этом направлении, подчинив *D. arctica* и *D. gormanii* (типичных представителей рода *Douglasia*) «*D. ochotensis*» =*Androsace ochotensis* Willd. в статусе подвидов — ssp. *arctica* (Cham. et Schlecht.) Löve & Löve и ssp. *gormanii* (Greene) Löve & Löve. Второй «подвид», однако, в Арктике не встречается (Hultén, 1968 : 743), первый же «подвид», очевидно, основан на базиониме *Androsace arctica* Cham. et Schlecht., описанной с Чукотки (зал. Лаврентия) и не имеющей непосредственного отношения к *Douglasia arctica* Hook. Это лишь форма *A. ochotensis* с ветвистыми волосками на верхней поверхности листьев (у *D. arctica*, кстати, листья только реснитчатые, голые на обеих поверхностях). Тем не менее для этого «подвида» приводятся данные Пакера по числу хромосом (2n=38), подсчитанные у настоящей *D. arctica* с гор Ричардсона. Основанием же для подчинения в качестве подвидов типичных представителей рода *Douglasia* столь непохожей на них *Androsace ochotensis* послужило, по-видимому, сходство в числе хромосом: у *A. ochotensis* из северо-западной Аляски Джонсон и Пакер нашли 2n=38, хотя те же авторы цитируют три работы П. Г. Жуковой по Чукотке, где у *A. ochotensis* выявлено 2n=40, типичное для рода *Androsace* (x=10); правильность второго подсчета подтвердили и дальнейшие исследования на Чукотке. Однако авторы «Атласа» считают достоверным единичный подсчет Пакера, данные же Жуковой приводят в скобках.

А. и Д. Лёве в трактовке видов *Senecio* (в «Атласе» — *Tephroseris*), родственных *S. atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch., следуют Хультену (Hultén, 1967, 1968, 1973), низводящему *S. frigidus* (Richards.) Less. и *S. kjellmanii* Pors. до подвидов *S. atripurpureus* — ssp. *frigidus* (Richards.) Hult. и ssp. *tomentosus* (Kjellm.) Hult.; в число синонимов последнего таксона Хультен (Hultén, 1968) включил со знаком вопроса «*S. jacutensis* Schischk.» (очевидно, *S. jacuticus* Schischk.?). Первые три таксона имеют значительно налегающие ареалы — все три обычны на Чукотском полуострове. Они хорошо различаются комплексом признаков, обычно легко распознаются даже по общему облику и являются хорошими видами, в пределах которых намечаются менее резко очерченные географические расы. *S. jacuticus*, как нам приходилось уже говорить (Юрцев, 1968; Юрцев и Жукова, 1972, и др.), — очень своеобразный таксон, выделенный Б. К. Шишкиным во «Флоре СССР» в монотипный ряд *Jacutici*, хотя обособленность его, по-видимому, еще более высокого таксономического ранга. Тем не менее все четыре таксона имеют 2n=48, и лишь в пределах *S. frigidus* на о. Врангеля обнаружены наряду с «нормальной» также хромосомные расы с 2n=96 и 2n=ca. 80; соответствующие растения морфологически неразличимы (Жукова и др., 1973 : 1336) и очень сходны также с 48-хромосомными образцами с противолежащего материкового побережъя Чукотки (мыс Шмидта). Авторы «Атласа» не приводят данных о наличии 80- и 96-хромосомных рас у *S. frigidus* («*Tephroseris atropurpurea* ssp. *frigidus*»). Из синонимов *T. atropurpurea* ssp. *tomentosa* исключен *S. kjellmanii* [*T. kjellmanii* (Pors.) Löve & Löve], но не *S. jacuticus* Schischk., приводимый даже без знака вопроса. Для ssp. *tomentosa* цитируются четыре определения хромосомных чисел: из них три сделаны для *S. jacuticus* (из арктической Якутии, западной Чукотки, Станового нагорья, т. е. из районов, где *S. kjellmanii* не встречается) и лишь один — для *S. kjellmanii* с юга Чукотского полуострова. Для *T. kjellmanii* (Pors.) Löve & Löve приводится 2n=96 по подсчету у растений с мыса Барроу, арктическая Аляска (Packer, McPherson, 1974). Пакер и Макферсон определяли оба свои образца как «*S. atropurpureus* (Ledeb.) Fedtsch.», видимо, широко понимая этот таксон; из карт распространения растений Аляски, составленных Хультеном (Hultén, 1968 : 928), ясно, что ни ssp. *atropurpureus*, ни ssp. *tomentosus* (=*S. kjell-*

manii) не растут на северном побережье Аляски, и лишь для ssp. *frigidus* известны многочисленные местонахождения близ мыса Барроу. Вероятнее всего, Пакер и Макферсон имели дело с той же 96-хромосомной расой *S. frigidus*, что встречается и на о. Врангеля. Неверная трактовка всей этой группы в «Атласе» объясняется тем, что авторы его не исследовали соответствующего гербарного материала и в решении таксономических вопросов ориентировались в первую очередь на данные по совпадению или несовпадению хромосомных чисел.

Наконец, серьезные погрешности допущены и в таксономической интерпретации данных по хромосомным числам арктических полыней; это легко показать на примере тех групп, по которым опубликован богатый кариосистематический материал в работе А. А. Коробкова (1972), цитируемой в «Атласе», однако сам материал в «Атласе» использован лишь выборочно и интерпретирован своеобразно. Так, у берингийского вида *Artemisia globularia* Less. выявлены три хромосомных расы с 2n=18, 36 и 54, причем более редкие диплоиды локализованы вблизи Берингова пролива, а гексаплоиды — у западной границы ареала; метафазные пластинки этих рас, равно как и родственного диплоидного вида с Западной Чукотки — *A. flava* Jurtz., изображены в статье Коробкова (цит. соч., рис. 1). А. и Д. Лёве совсем не включают в «Атлас» 2n=54, а диплоидные определения Коробкова, а также Пакера и Джонсона для *A. globularia* с Аляски помещают под рубрикой *A. flava*, хотя по своей морфологии растения относятся к типичной *A. globularia*; последняя отличается от *A. flava* не только темно-пурпуровыми (а не желтыми) лопастями венчиков, но и комплексом других признаков.

У *Artemisia furcata* M. B. Коробков выявил две хромосомные расы — диплоидную (2n=18; девять определений для растений Таймыра, арктической Якутии и Западной Чукотки) и тетраплоидную (2n=36; 42 определения для более восточных районов Чукотки, вплоть до Берингова пролива, и для Колымского нагорья; на Чукотке граница в распространении обеих рас проходит к югу от Чаунской губы — обе расы найдены совместно лишь у оз. Эльгыгытгын). Авторы «Атласа» совсем не помещают тетраплоидное число (основанное на 42 подсчетах!), но для 90-хромосомных образцов с р. Оготорук (Johnson, Packer, 1968) сохраняют название *A. trifurcata* Steph., обычно рассматриваемое как синонимичное для *A. furcata* M. B. Неясны основания и для отождествления «настоящей» *A. furcata* именно с диплоидным типом. Морфологические отличия между диплоидной и тетраплоидной расами пока не удалось выявить.

Из приведенных примеров видно, к каким серьезным погрешностям может привести решение таксономических вопросов лишь на основе сравнения хромосомных чисел без исследования соответствующего гербарного материала, включая типовые образцы и экземпляры, по которым сделан подсчет числа хромосом. С большой ответственностью (с учетом географической локализации типической популяции) следует подходить и к установлению степени «плоидности» типической формы любого таксона. Полиплоидизация — процесс, который продолжается и сейчас во многих природных популяциях. Я не могу согласиться с практикой исключения образцов с «отклоняющимся» числом хромосом из состава «материнского» таксона, тем более что очень часто бывает неясно, какое же число является доминирующим. Конечно, А. и Д. Лёве правы, утверждая вслед за многими другими авторами, что различие в числе хромосом создает серьезные репродуктивные барьеры между популяциями и потому этот признак важно учитывать при разграничении «биологических видов». Однако барьер этот не всегда полностью непреодолим. Передача генов теоретически возможна от диплоидных и низкополиплоидных форм к высокополиплоидным — например, если в популяциях первых продолжается новообразование полиплоидов. Существуют и другие пути генного обмена между растениями с разной плоидностью. Кроме того, установлены несомненные случаи выщепления диплоидных и олигоплоидных форм в полиплоидных популяциях. Значение этого факта для

таксономии подчеркивает, в частности, Р. Орндаф (Ornduff, 1970). Но даже если мы имеем дело с более или менее замещающими друг друга географически и (или) экологически хромосомными расами (как в примере с диплоидной и тетраплоидной *A. furcata* — Коробков, цит. соч. : рис. 4), нет смысла описывать их в ранге вида до выявления соответствующих морфологических отличий, на основе которых можно определить подавляющее большинство образцов; в противном случае не избежать массовых ошибок в определении. Для обозначения же подобных «скрытых видов» можно добавлять после латинского названия таксона и фамилии автора эпитеты «diploidus», «tetraploidus» и т. д. (лучше в скобках, дабы они не могли быть приняты за названия подвидов: Юрцев, Жукова, 1968).

Вполне очевидно, что создание критического конспекта флоры столь обширной области, как циркумполярная Арктика, предполагает изучение основных гербарных коллекций по Арктике в не меньшей степени, чем при создании «Панарктической флоры». Эта задача сейчас может быть выполнена лишь на основе кооперации усилий ботаников разных стран с охватом основных гербарных сборов из европейской, сибирской и американской Арктики.

Приходится констатировать, что часть включенных в «Атлас» материалов отражает лишь предположения его составителей относительно «истинного» числа хромосом для тех или иных таксонов, так как многие не соответствующие этим представлениям данные не включены как «подозрительные» или, что еще хуже, приведены под другими названиями без исследования образцов. Это снижает значение «Атласа» как с п р а в о ч н о г о издания. В этом отношении «библиографические сводки» типа «Атласа» Дарлингтона (Darlington, Wylie, 1955) или «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) имеют серьезные преимущества, так как они непосредственно адресуют заинтересованных читателей к первоисточникам без выбраковки «подозрительных» определений или произвольной перегруппировки исходных данных. Если для того или иного вида приводится несколько чисел хромосом, это сигнал (и стимул) для дальнейших кариосистематических исследований, изучения образцов и т. д. Напротив, искусственная «унификация» может направить многих ботаников по ложному следу.

Кажется бесспорным, что любая сводка данных по хромосомным числам должна прежде всего давать точное и объективное представление о том, какие числа приводятся для данного таксона различными авторами. Перенесение конкретных данных под рубрику другого таксона правомерно лишь на основе повторного исследования соответствующих гербарных образцов, но и в этом случае первоначальное определение должно быть так или иначе отражено, так как мы не вправе исключать возможность иной интерпретации другими исследователями. Разумеется, составитель сводки волен выражать свои сомнения по поводу правильности тех или иных видовых определений, основанных на данных других авторов (например, знаком вопроса). Для региональных сводок было бы очень важно цитировать числа хромосом для конкретных образцов, так как сама повторность определений очень существенна, иначе на равных правах приводятся данные, основанные на единичном подсчете и на изучении многих десятков образцов из разных популяций. Было бы полезным и указание (хотя бы кратко) места сбора каждого образца и его номера. По возможности следует сообщать сведения о том, откуда описан таксон. Все это увеличит объем сводки, но сделает ее намного более ценной.

Несмотря на отмеченные недочеты «Цитотаксономического атласа арктической флоры», выход его в свет — значительное событие в области северной таксономии и фитогеографии. Нет сомнений и в том, что создание «Атласа» — существенный этап на пути к подготовке более совершенного критического конспекта флоры Арктики в целом и к составлению исчерпывающей и совершенной региональной сводки данных по хромосомным числам арктических растений. В этом отношении «Атлас»

является первым опытом такой работы, как и большинство первых проб, не свободным от недочетов и упущений; однако осознание имеющихся недостатков во многом облегчит работу продолжателей важного дела, начатого Аскелом и Дорис Лёве, по составлению региональных кариосистематических сводок.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1972). О *Parrya* R. Br., *Neurolоma* Andrz. и некоторых других родах (*Cruciferae*). Бот. журн., 57, 6. — Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 50, 7. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. Бот. журн., 51, 10. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. журн., 56, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. журн., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. журн., 58, 9. — Кирпичников М. Э., Д. В. Лебедев. (1975). Askell Löve and Doris Löve. Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora (*Рец.*). Бот. журн., 60, 7. — Коробков А. А. (1972). К цитотаксономической характеристике некоторых видов рода *Artemisia* L. северо-востока СССР. Бот. журн., 57, 10. — Петровский В. В. (1975). Род *Parrya* R. Br. В кн.: Аркт. фл. СССР, 7. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. журн., 53, 11. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного северо-востока Азии. Бот. журн., 57, 1. — Darlington C. D., A. P. Wylie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. — Hämet-Ahti L., V. Virrankoski. (1971). Cytotaxonomic notes on some monocotyledons of Alaska and northern British Columbia. Ann. Bot. Fennici, 8. — Hedberg O. (1967). Chromosome numbers of vascular plants from arctic and sub-arctic North America. Arkiv för Bot. Svenska Vetensk., ser. 2, 6, 6. — Holmen K. (1962). Chromosome studies in some Arctic Alaskan Leguminosae. Bot. Notis., 115. — Hultén E. (1967). Comments on the flora of Alaska and Yukon. Arkiv för Bot. Svenska Vetensk., ser. 2, 7, 1. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Hultén E. (1971). The circumpolar plants. II. — Hultén E. (1973). Supplement to flora of Alaska and neighboring territories. Bot. Notis., 126. — Johnson A. W., J. G. Packer. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notis., 121. — Ledingham G. F., B. M. Rever. (1963). Chromosome numbers of some Southwest Asian species of *Astragalus* and *Oxytropis* (*Leguminosae*). Canad. Journ. Gen. Cytol., 5, 1. — Löve A., D. Löve (1974). Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. — Ornduff R. (1970). Pathways and patterns of evolution — a discussion. Taxon, 19, 2. — Packer J. G., G. D. McPherson. (1974). Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. Canad. Journ. Bot., 52, 5. — Mosquin T., D. E. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. Canad. Journ. Bot., 44. — Polunin N. (1951). The real Arctic: suggestions for its delimitation, subdivision and characterization. Journ. Ecol., 39, 2. — Polunin N. (1959). Circumpolar arctic flora.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено II 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006 (470.324) 502.72

НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ЗАПОВЕДНОГО ДЕЛА В СССР», ПОСВЯЩЕННАЯ 40-ЛЕТИЮ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА ИМ. ПРОФ. В. В. АЛЕХИНА

(Центрально-черноземный государственный заповедник, 15—18 сентября 1975)

V. A. RYABOV, A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA. SCIENTIFIC CONFERENCE «THEORETIC PROBLEMS OF RESERVATION WORK IN THE U. S. S. R.», DEDICATED TO THE FORTITH ANNIVERSARY OF THE CENTRAL CHERNOZEM STATE RESERVATION NAMED AFTER PROFESSOR V. V. ALEKHIN. (CENTRAL CHERNOZEM STATE RESERVATION, 15—18 IX 1975)

В работе конференции приняли участие около 60 специалистов, представляющих различные учреждения, в том числе: Главное управление охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР (Главохота), Центральную лабораторию охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР (ЦЛОП), Центральную научно-исследовательскую лабораторию (ЦНИЛ) Главохоты РСФСР, заповедники: Приокско-Террасный, Тебердинский, Хоперский, Аскания Нова и др.; Институты Академии наук СССР: Ботанический, Институт географии (ИГАН), Центральный экономико-математический, Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР; Институты ботаники Академии наук Украины и Литвы; Почвенный институт им. В. В. Докучаева ВАСХНИЛ; университеты: Воронежский, Московский, Ростовский, Уральский; Никитский ботанический сад, Курский медицинский и педагогический институты и другие научные учреждения г. Курска, а также Курское управление лесного хозяйства. На конференции было заслушано 22 доклада.

Вступительный доклад **А. М. Краснитского** и **В. А. Рябова** (Центрально-Черноземный заповедник — ЦЧЗ) «Итоги и перспективы деятельности Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина» познакомил участников конференции с историей организации заповедника, основными итогами научной природоохранительной деятельности за 40 лет, перспективами развития научных исследований в предстоящем пятилетии. Основным направлением работ заповедника является изучение процессов, происходящих в его природном комплексе. Материалы исследований обобщаются в ежегодниках «Летописи природы». Большое внимание уделяется комплексным исследованиям, в которых, помимо сотрудников заповедника, принимают участие институты Академии наук СССР, ВАСХНИЛа и ряд высших учебных заведений. В будущем научно-исследовательскую работу заповедника предполагается видоизменить для организации службы слежения (мониторинга) за изменениями в окружающей среде под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Работа конференции проходила по нескольким направлениям.

1. Основные вопросы, касающиеся функционального значения заповедников и постановка в них научных исследований (6 докладов)

Д. Л. Арманд (ИГАН) сделал сообщение «Заповедник как база ландшафтных исследований». Он подчеркнул необходимость использования заповедников для проведения ландшафтных исследований, в задачу которых входят выявление на их территории основных типов ландшафта и прогноз их изменений в будущем. Во главе научных работ заповедника должен стоять ландшафтовед, объединяющий все работы различных специалистов (гидрологов, климатологов, ботаников, почвоведов и др.). В связи с возрастающим объемом исследований природы заповедников возрастают и нарушения их среды. Поэтому все участки в заповедниках, где природа нарушается в результате проведения наблюдений, следует сосредоточить в немногих, ограниченных местах и выделить около 3% территории для постановки экспериментов (лесопосадки, закрепление оврагов, сенокошение, дренаж, орошение и т. д.).

Доклад **Г. М. Зозулина** (Ростовский университет) носил название «Научные и практические аспекты проведения в заповедниках работ в плане учения о биосфере». Он считает, что основной теоретической предпосылкой этих исследований должен стать важнейший принцип В. И. Вернадского: «Биогенная миграция химических элементов в биосфере стремится к максимальному своему проявлению».

Докладчик полагает, что мало нарушенные деятельностью человека зональные биогеоценозы или их «биогеоценозообразующая» основа — фитоценозы — отличаются оптимальным подбором организмов.

В заповедниках представлены почти ненарушенные образцы таких сообществ, являющихся идеальными эталонами природы.

Изучение таких природных эталонов должно помочь рациональному использованию окружающих сельскохозяйственных участков.

О «Специфике заповедников в разных странах Европы» доложил **А. А. Насимович** (ИГАН). Он подробно рассмотрел принципы классификации охраняемых территорий, научные исследования по охране природы в странах Европы. Докладчик отметил, что в настоящее время ни одно государство мира не может служить примером в деле охраны природы. Доклад на тему «Мониторинг в заповедниках и его народнохозяйственное значение» сделал **В. Д. Утехин** (ИГАН). Он считает, что всесторонние изменения природной среды в последнее десятилетие ставят задачу (в числе многих других) организации всесоюзной службы слежения (мониторинга) за состоянием природы в целом. В этой работе значительная роль принадлежит заповедникам. Сопоставление данных мониторинга в заповедниках и вне их даст возможность выявить неантропогенные и антропогенные нарушения среды и количественно оценить последние. Но для проведения такой работы необходимо решить ряд научно-методических и организационных вопросов.

Н. Ф. Реймерс (Центральный экономико-математический институт АН СССР, Москва) в докладе «Природные охраняемые территории в системе народного хозяйства» подверг критике современные географические, экологические и экономические принципы создания оптимальной сети природных охраняемых территорий. Он подчеркнул всю сложность организации природоохранительных мероприятий на современном этапе развития отношений между человеком и биосферой: «не заповедником единым должна быть жива система природоохраны», а целой системой природных охраняемых территорий, включающей все их формы от лесов I группы до природных национальных парков и абсолютных резерватов. По его мнению, охраняемые территории в природных зонах СССР должны оставлять от 25—30 до почти 100% всей площади. Минимум «лесостепи, тундровости, степистости, пустынности» и т. д. должен сохраниться во имя развития народного хозяйства страны в многолетней перспективе.

А. М. Краснитский (ЦЧЗ) в докладе «Функциональные и организационные предпосылки формирования государственной заповедной сети» впервые поставил вопрос о создании единой государственной заповедной службы. Недостатки организации заповедной системы как в нашей стране, так и за рубежом заключаются в слабой и явно недостаточной разработке теории заповедного дела и особенно его организационных принципов. На основании анализа тематики научных исследований заповедников Главприроды Министерства сельского хозяйства СССР и Главохоты РСФСР он отметил, что эта тематика носит отраслевой, хозяйственный характер, отличается низким удельным весом экологических работ и недостаточной их целеустремленностью, т. е. не отвечает основным функциональным принципам заповедной деятельности. Докладчик считает, что для устранения отмеченных недостатков необходима перестройка структуры и научной деятельности заповедников с целью получения информации для планирования мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов. Заповедники страны, объединенные в единую службу, восполнят отсутствие биоэкологической службы, без которой в условиях технического прогресса и роста народонаселения невозможно рациональное использование природной среды.

2. Вопросы классификации и организации заповедных территорий и правовые проблемы заповедного дела

Этим вопросам было посвящено 5 докладов.

В докладе «Функции и классификация охраняемых территорий» **К. Д. Зыков** (ЦНИЛ Главохоты РСФСР) сообщил о практических и теоретических разработках лаборатории по созданию оптимальной сети охраняемых территорий России. Он представил классификацию охраняемых территорий, в которой в зависимости от функций тот или иной участок относится к определенному классу. Докладчик предложил схему районирования территории РСФСР и наиболее оптимальную, по его мнению, сеть проектируемых заповедников.

Ф. Р. Штильмарк, сотрудник той же лаборатории, сделал доклад «Вопросы непосредственного проектирования и организации заповедников в РСФСР». Он отметил, что наиболее ответственным разделом проекта является обоснование необходимости создания данного заповедника и что отсутствие определенной системы проектирования заповедников и научно разработанных основ заповедного дела значительно тормозит проектирование и организацию новых заповедников.

С. М. Стойко, А. С. Мельник и **Л. А. Тасенкевич** (Львовское отделение Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР) поделились опытом разделения на зоны заповедных территорий в целях лучшей охраны природы. При организации заповедных территорий рекомендуется создание трех зон: абсолютной заповедности, строгой запо-

ведности, регулируемого заповедного режима. На примере Карпатского заповедника дана характеристика режимов всех трех зон.

Об охране заповедных экосистем в природных парках рассказали **Н. П. Жижин** и **П. Г. Ященко** (Львовское отделение Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР). В Шацком природном парке с этой целью выделены четыре зоны: заповедная, кратковременной рекреации или ухода за ландшафтом, курортная и хозяйственная.

Л. Я. Окорокова (Воронежский университет) в докладе «Правовые условия и требования заповедного режима» отметила отсутствие в законе по охране природы единообразия в определении условий и требований заповедного режима. Это вызывает необоснованные различия в мерах обеспечения сохранности разных заповедников и в выполнении ими их назначения. Не все ныне действующие правовые предписания о порядке сохранности и использования природных комплексов заповедников соответствуют самой идее заповедности. Особого внимания заслуживает выработка единых условий и требований заповедного режима, которые должны быть сформулированы в Положении о природно-заповедном фонде.

3. Некоторые вопросы охраны природных комплексов и методики исследований в заповедниках

К. П. Филонов (ЦНИЛ Главохоты РСФСР) рассмотрел взаимоотношения крупных хищников и копытных. Активное истребление волка в заповедниках РСФСР значительно снизило его численность к концу 50-х годов, а численность копытных в ряде случаев возросла до уровня перенаселения, что принесло существенный ущерб естественному лесовозобновлению. Чтобы устранить это экологическое противоречие, предпринимались попытки интенсивного отстрела копытных в некоторых заповедниках. Однако перенесение из охотничьих хозяйств в заповедники опыта истребления хищников дискредитировало саму идею заповедности и самое главное не дало ожидаемого результата.

С. Е. Караваева, С. В. Никитина и **Е. З. Таскаева** (ЦЛОП МСХ СССР) на примере Окского заповедника показали один из возможных подходов к оценке и прогнозированию влияния осушительной мелиорации на окружающие и особенно заповедные территории.

Н. Ф. Храмцова (Тебердинский заповедник) показала возможность применения статистических методов в изучении динамики роста и численности вегетативных и генеративных побегов, семенной продуктивности отдельных видов растений и урожая их семян, сезонной и разногодичной динамики продуктивности травяных ценозов горнолугового стационара Тебердинского заповедника.

4. Специально ботанические исследования и некоторые итоги научной работы Центрально-Черноземного заповедника

В. Н. Тихомиров (Московский университет) представил тезисы доклада «Очередные задачи изучения флоры заповедников Советского Союза». Он отметил, что исследованию флоры заповедников до сих пор не уделяется должного внимания и что большинство заповедников не имеет не только критических конспектов флоры, но даже кратких списков видов растений, населяющих их территорию. Между тем инвентаризация флоры необходима не только для охраны наиболее замечательных видов, но и для комплексных исследований экосистем. Обращая внимание на расширение в некоторых заповедниках интродукционной деятельности и внедрение в культурные или естественные насаждения экзотов и других растений чуждых флор, Тихомиров подчеркивает, что работа такого рода в корне противоречит самой идее заповедников как эталонов естественной природы, последствия ее при современном уровне знаний трудно прогнозируемы и чреваты серьезной опасностью.

В. Д. Утехин и **А. А. Тишков** (ИГАН) предложили схему организации ботанических исследований в заповедниках в четырех направлениях: а) инвентаризация флоры и растительности, б) изучение динамики растительного покрова (суточная, сезонная, флюктуационная и многолетняя); в) изучение процессов саморегуляции фитоценозов (выяснение их пространственной структуры, экологии видов-эдификаторов, доминантов и детерминантов, исследование связей в системах растение—почва, растение—фитофаги и др.); г) исследование экосистем в условиях заповедности, разработка проблемы поддержания естественного состояния природных комплексов заповедников. Авторы рекомендуют часть этих исследований проводить по договорам в содружестве с другими организациями. По их мнению, значительную помощь в унификации научных исследований заповедников могли бы оказать координирующий научный центр и единые для всех заповедников инструкция и программа по проведению исследований.

Т. И. Васильченко (Курский медицинский институт) показала преимущества охраны реликтовой растительности в условиях заповедного режима. На примере охраны реликтовых видов на участках ЦЧЗ Баркаловка и Букреевы Бармы сделан вывод о том, что заповедание — единственная возможность сохранения *Daphne juliae* и *Schivereckia podolica*.

В. А. Рябов (ЦЧЗ) познакомил участников конференции с опытом составления фитофенологических прогнозов. На основе сопряженной обработки многолетних фенологических и метеорологических наблюдений (научный архив заповедника) с использованием метода фенологического прогнозирования А. С. Подольского составляются фенологические прогнозы для основных растений лесостепи. Показана принципиальная

возможность применения результатов прогнозирования для организации службы слежения за изменением внешней среды.

О. С. Игнатенко и **А. М. Краснитский** (ЦЧЗ) рассказали об использовании флористического анализа для рационального определения размеров и размещения заповедных территорий. На основе анализа общности флоры пяти разрозненных участков ЦЧЗ они делают вывод, что главным условием сохранения флоры является достаточное количество однотипных местообитаний. В условиях интенсивного сельскохозяйственного освоения района заповедники, представленные серией относительно небольших по площади участков (500 га), могут обеспечить успешную охрану флоры конкретного флористического района.

В. С. Жмыхова (ЦЧЗ) показала влияние сенокошения на ход фенологических явлений в растительном покрове заповедника. На основании многолетних наблюдений она установила, что отсутствие сенокошения на степных участках задерживает развитие растений, влияет на степень выраженности аспектов и вторичное цветение.

В. В. Герцык (ЦЧЗ) доложила о некоторых закономерностях водного режима мощных целинных черноземов. В результате многолетних стационарных наблюдений выяснено, что режим абсолютной заповедности приводит к увеличению влагооборота в мощных черноземах.

В небольшом сообщении, основанном на исследованиях ныне покойного проф. А. М. Куренцова, **В. А. Беляев** (Орловское отделение Всесоюзного общества охраны природы) поднял вопрос о необходимости охраны ценных природных объектов в Орловской области.

По всем заслушанным докладам развернулись оживленные прения. Особенно много внимания было уделено теоретическим и практическим вопросам организации заповедников, определению режимов охраны, а также возможности постановки на их территории экспериментов (Б. П. Колесников, Г. М. Зозулин, А. М. Шалбыков, Н. Ф. Реймерс, А. М. Краснитский, А. М. Семенова-Тян-Шанская и др.).

В результате работы конференции были приняты «Рекомендации», публикуемые ниже.

Участники конференции познакомились с научной работой ЦЧЗ, посетили его лаборатории, библиотеку, Музей природы, Ботанический питомник, степь и дубравы Стрелецкого участка, а также опытные объекты заповедника и Института географии АН СССР. В конце работы совещания была организована экскурсия на один из новых участков заповедника Баркаловку (в 100 км от Курска). Прекрасная солнечная погода способствовала тому, что у всех участников совещания сохранились самые лучшие воспоминания о Стрелецкой степи.

РЕКОМЕНДАЦИИ

НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ «ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ЗАПОВЕДНОГО ДЕЛА В СССР», ПОСВЯЩЕННОЙ 40-ЛЕТИЮ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА ИМ. ПРОФ. В. В. АЛЕХИНА

(15—18 сентября 1975 г.)

Участники конференции отмечают, что в Советском Союзе в результате претворения в жизнь социалистических принципов охраны природы, заложенных декретами В. И. Ленина, к настоящему времени создана разветвленная сеть государственных заповедников и других категорий природоохраняемых территорий и объектов, чем обеспечивается сохранение многих видов редких и ценных растений и животных, а также эталонных и уникальных экологических систем и ландшафтов. Государственные заповедники Советского Союза за годы их деятельности внесли существенный вклад в восстановление, сохранение и рационализацию использования производительных сил на территории нашей страны. Заповедниками выполнена огромная работа по охране и восстановлению запасов ценных охотничье-промысловых животных (бобр, соболь, зубр, многие виды семейства оленей и др.) и редких исчезающих растений (тисс, самшит, каспийский лотос и т. д.). Заповедники много сделали для разработки разнообразных методов учета ресурсов животного и растительного мира. Результаты многолетних исследований заповедников нашли применение в практике сельского, лесного, рыбного и охотничьего хозяйств, способствовали познанию природных процессов. Исследования на территории заповедников (опубликованные в научных трудах) получили признание научной общественности не только в нашей стране, но и за рубежом. Результаты их вошли в руководства и учебные пособия высших учебных заведений.

Велика роль заповедников в деле пропаганды среди населения основ природоохранительных знаний и ленинских принципов бережного отношения к природе и ее ресурсам. На базе большинства заповедников проводится производственная и учебная практика студентов многих вузов естественноисторического профиля, что способствует формированию кадров специалистов и исследователей в области охраны природы, ботаники, зоологии, почвоведения, географии.

В настоящее время, когда научно-технический прогресс приобрел глобальный характер и коренным образом преобразует биосферу на огромных пространствах, повышенную актуальность приобрели социальные, научные и культурные функции государственных заповедников в сфере общественного производства. Резко возросло

их значение как хранителей генофонда живых организмов, в первую очередь редких и ценных видов, как эталонов уникальных экосистем и разнообразных ландшафтов, а также как научных лабораторий в природе, обеспечивающих систематическое накопление разнообразной научной информации о состоянии биосферы и ее компонентов, необходимой для целей моделирования и прогнозирования природных процессов.

Однако выполнение государственными заповедниками их функций могло бы быть еще более эффективным при условии преодоления целого ряда существенных недочетов:

а) недооценка народнохозяйственного значения заповедников как особых организаций сферы общественного производства, отсутствие устойчивой стратегии в организации, развитии и использовании заповедного фонда СССР, недостаточная определенность правового положения государственных заповедников и других типов заповедных территорий;

б) неполнота существующей сети заповедников и невыдержанность принципа ландшафтно-географического распределения их по природным регионам;

в) отсутствие в стране единого и авторитетного научно-методического центра, способного направлять и координировать научно-исследовательскую деятельность заповедников и достаточно действенно претворять в жизнь результаты ее;

г) слабая разработка теоретических основ организации природоохранительной деятельности заповедников, соответствующих уровню современной науки и отвечающих возрастающим требованиям научно-технического прогресса;

д) преобладание в научной тематике заповедников частных и мало согласованных между отдельными заповедниками проблем, невыраженность стратегического замысла в их деятельности, в частности незавершенность в большинстве заповедников начального этапа исследования природы своих территорий (инвентаризация флоры и фауны и выявление среди них редких и исчезающих видов, нуждающихся в разносторонне продуманной и достаточно оперативной охране и изучении, в составлении кадастра биотипов, а также геоботанических, зоологических, почвенных, ландшафтных и других карт с их периодической модификацией);

е) устарелость и несовершенство инструкции по ведению в заповедниках «Летописи природы» как исходного и основного документа в научной деятельности заповедников;

ж) применение во многих заповедниках большого числа хозяйственных мероприятий, чуждых прямым задачам их природоохранительной деятельности и неблагоприятно отражающихся на устойчивости и целостности экосистем и их природных компонентов (в некоторых заповедниках подобные мероприятия к тому же специально планируются и экономически стимулируются, что еще больше усиливает их неблагоприятное влияние на природные комплексы);

з) недостаток специализированных кадров инженерно-технических и научных сотрудников в связи с тем, что университеты, лесохозяйственные институты и другие учебные заведения не готовят специалистов для системы заповедников.

Для устранения отмеченных недочетов и повышения роли государственных заповедников в сфере общественного производства конференция рекомендует:

1. В области разработки теоретических основ рационального использования заповедных и других природоохраняемых территорий считать ближайшими задачами:

а) определение принципов выделения и классификации, а также уточнение целевого назначения различных категорий природоохраняемых территорий, в первую очередь государственных заповедников;

б) разработку экономических и правовых основ организации деятельности государственных заповедников;

в) совершенствование научных основ инвентаризации и охраны генофонда живых организмов и эталонов экосистем, охраняемых на территории заповедников;

г) разработку программы-минимума организации в заповедниках комплексных системных наблюдений и исследований, должных обеспечивать поступление особо необходимой научной информации о состоянии биосферы и ее компонентов в конкретных регионах.

2. Срочной и актуальной задачей также является разработка на ландшафтно-географической основе перспективного государственного плана развития сети государственных заповедников на территории РСФСР в десятой пятилетке и в последующий период. Необходимо предусмотреть составление для функционирующих и вновь создаваемых заповедников генеральных и оперативных планов организации их территории специализированными проектными организациями.

3. Наряду с традиционной для заповедников работой по сохранению генофонда живых организмов и эталонов природных экосистем и ландшафтов их первоочередной задачей следует считать совершенствование стационарных наблюдений за природными процессами в экосистемах разного ранга и их комплексное изучение с целью моделирования и прогнозирования состояния в расчете на выход в практику. В связи с создаваемой в стране системой биоэкологической государственной службы (мониторинга) заповедники должны обеспечить регулярное поступление материалов для планирования народнохозяйственных мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов и прогнозированию состояния природных комплексов для отдельных регионов.

4. Необходимо ускорить разработку программы-минимума и других инструкций по ведению в заповедниках «Летописи природы», предусмотрев в них разделы, обеспечивающие накопление экологических и других данных о динамике экосистем и природных комплексов на заповедной территории.

5. Рекомендовать заповедникам расширить связи с учреждениями Академии наук СССР и академиями наук союзных республик, другими научными учреждениями и высшими учебными заведениями, содействовать организации совместной с ними разработки комплексных проблем на территории заповедников на основе общих согласованных программ.

6. Просить научные советы АН СССР по отраслям естественноисторических наук включать государственные заповедники как научно-исследовательские учреждения особого типа в число координируемых Советами научных учреждений в области зоологии, ботаники, почвоведения, экологии, биогеоценологии, физической географии и природопользования.

7. Считать целесообразным рассмотрение Президиумом АН СССР вопроса о состоянии заповедных территорий страны и путях их более полного использования в научно-исследовательских целях для слежения за состоянием биосферы (мониторинга) и долгосрочного народнохозяйственного прогнозирования. Желательно создание при Академии наук СССР Научного совета по заповедным и другим природоохраняемым территориям для координации и разработки общей стратегии в научно-исследовательской деятельности заповедников и учреждений, работающих на их территории, а также для разработки теоретических основ рационального использования охраняемых территорий.

8. Считать недопустимым как противоречащее подлинным задачам заповедников планирование и осуществление на их территории хозяйственной деятельности с утилитарными целями, направленной на использование ресурсов охраняемого в заповеднике природного фонда, поскольку это в дальнейшем, как правило, приводит к нарушению его целостности.

9. Просить Главприроду МСХ СССР и Главохоту РСФСР возобновить публикацию «Научно-методических записок», печатавшихся в 1939—1950 гг., а также наладить издание периодических сборников «Проблемы заповедного дела в СССР».

10. Просить Министерство высшего и среднего специального образования РСФСР рассмотреть вопрос о подготовке в вузах Российской федерации специалистов для системы заповедников, широко ориентированных в проблемах общей экологии и природопользования (охраны природы).

11. Просить Главохоту РСФСР, учитывая остроту и актуальность проблем заповедного дела, ежегодно проводить для сотрудников заповедников школы-семинары по этим вопросам и периодически созывать научно-теоретические конференции с приглашением на них представителей заинтересованных научных учреждений, ведомств и организаций.

12. Просить Главохоту РСФСР опубликовать доклады, заслушанные на настоящей конференции, и ее рекомендации в виде отдельного очередного сборника «Трудов Центрально-Черноземного заповедника».

13. Конференция выражает благодарность коллективу Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина, и в частности его директору А. М. Краснитскому, за инициативу в проведении теоретической конференции и хорошую организацию ее работы.

14. В интересах практической и деловой реализации принятых конференцией рекомендаций необходимо довести их до сведения заинтересованных ведомств, учреждений и организаций.

В. А. Рябов, А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Центрально-Черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина, Курская область и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 13 XI 1975.

УКАЗАТЕЛЬ ТОМА 61 (1976 Г.)

	Вып.	Стр.
Советская ботаника перед XXV съездом КПСС	2	1

Оригинальные статьи

Аветисян В. Е. Некоторые модификации системы семейства *Brassicaceae*	9	1198
Баранова М. В. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке	12	1696
Васильев А. Е., Г. В. Васильева. Ультраструктура устьичного аппарата голосеменных (в связи с проблемой устьичных движений)	4	449
Виноградова К. Л. Циклы развития *Chlorophyta* и некоторые вопросы их эволюции	8	1041
Витко К. Р. О динамических процессах в лесах из *Quercus pubescens* в Молдавии	8	1066
Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. I	3	342
Вознесенская Е. В. Ультраструктура представителей ассимилирующих органов некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*. II	11	1546
Воронин Н. С., С. Н. Воронин, Р. Л. Воронина. Распределение гидатод на листьях некоторых видов *Crassula*	5	621
Гамалей Ю. В., Г. В. Куликов. Структура хлоропластов у представителей семейства *Oleaceae*	1	3
Гильманов Т. Г. Субмодель растительности в целостной модели травяной экосистемы (в особенности ее подземной части)	9	1185
Голубев В. Н. Некоторые вопросы филоморфогенеза древесных и травянистых жизненных форм покрытосеменных	12	1680
Грубов В. И. Восточноазиатские дериваты во флоре Центральной Азии	1	32
Грудзинская И. А., В. В. Черник. Перигинная трубка («гипантий») и сочлененная цветоножка у *Ulmus*	1	25
Деева Н. М. Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра	9	1204
Денисова Г. А. Распределение в растительном мире терпеноидсодержащих вместилищ	11	1489
Дорофеев П. И. К систематике третичных *Taxodium*	10	1364
Дыренков С. А., Г. Глатцель. Эффект концентрации элементов питания в хвое ели — один из механизмов устойчивости растений	5	611
Ефимова Н. А. Карты продуктивности природных растительных покровов континентов	12	1641
Забинкова Н. Н., М. Э. Кирпичников. Проект стандартизации русских названий семейств сосудистых растений	10	1337
Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляции во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.)	2	187
Злобин Ю. А. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценотическую структуру растительного покрова	4	466
Зозулин Г. М. Исторический анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дона (Ростовская и Волгоградская области)	1	39
Зозулин Г. М. Жизненные формы растений в аспекте учения о биосфере	11	1506
Иванова Т. И., М. Д. Васьковский. Дыхание растений острова Врангеля	3	324
Иоффе М. Д. Особенности двойного оплодотворения в роде *Melampyrum* L. (*Scrophulariaceae*) в связи с формированием диплоидного эндосперма)	11	1515
Карамышева З. В., Д. Банзрагч. Некоторые ботанико-географические закономерности центральной и западной частей Хангая (Монгольская Народная Республика)	5	593

Кислюк И. М., Е. И. Денько. Теплоустойчивость клеток арктических и бореальных растений и ее значение для приспособления к условиям севера 4 488
Клешнин А. Ф., Н. Н. Богомолова. Кинетика развития растений длинного и короткого дня с качественной фотопериодической реакцией 8 1049
Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова 2 154
Комар Г. А. Ультраструктура клеток семенных придатков (элайосомов) *Scilla sibirica*, *Scilla mischtschenkoana* и *Chionodoxa gigantea* (*Liliaceae*) 3 332
Комарова Т. А. Мозаичность и комплексность растительного покрова долины реки Танюрер (Центральная Чукотка) 8 1058
Коротков И. А. Географические закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республике 2 145
Кравкина И. М. Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях 10 1374
Куприянова Л. А. Морфология пыльцы видов *Nymphaea* европейской части СССР 11 1558
Левина Р. Е., А. Н. Марасов. Закономерности проявления гетерокарпии в онтогенезе 12 1686
Лодкина М. М. Своеобразные черты развития пыльцевых мешков у некоторых видов *Najadaceae* Juss. и *Lemnaceae* S. Gray 11 1536
Макарова И. В. Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа 5 605
Матвеева Н. В., Ю. И. Чернов. Полярные пустыни полуострова Таймыр 3 297
XII Международный ботанический конгресс (Ленинград, 1975). 6 753
Участникам XII Международного ботанического конгресса (приветствие Председателя Совета Министров СССР А. Н. Косыгина) 753
Ботаника в современном мире (президентский адрес А. Л. Тахтаджяна, зачитанный на открытии Конгресса) 753
Резолюции Конгресса 758
Организация, программа и работа Конгресса 767
Итоги работы секций 768
Экскурсии на XII Международном ботаническом конгрессе . . 841
Нешатаев Ю. Н., В. Д. Собакинских. Сниженные Альпы и тимьянники заповедного урочища Баркаловка (Курская область) 4 480
Положий А. В., А. Т. Мальцева, В. А. Смирнова. Анализ флоры островных приенисейских степей 7 910
Попов К. П. Биоморфологические и экологические особенности *Pistacia vera* L. 2 177
Родкевич Б., Й. Бэднара, Р. Снежко. Поляризация клеток в мегаспорогенезе у *Onagraceae* 7 905
Рытова Н. Г. Морфогенетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании) 12 1670
Семихатова О. А., Л. И. Егорова. Действие света на процесс реактивации фотосинтеза листьев кукурузы после воздействия высокой температуры 3 313
Семихатова О. А., Т. И. Иванова, Г. Д. Леина, М. Д. Васьковский. Воздействие температуры на дыхание растений о. Врангеля . . . 6 848
Тахтаджян А. Л., Н. Р. Мейер. Некоторые дополнительные данные о морфологии пыльцы *Degeneria vitiensis* (*Degeneriaceae*) 11 1531
Тихменев Е. А. Антэкология растений острова Врангеля 2 164
Федотова Т. А. Корреляции в развитии листьев и деятельности камбия корневища зимнезеленого растения *Potentilla alba* L. (*Rosaceae*) 5 629
Хохряков А. П. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилежащей части Охотии в пределах Магаданской области 11 1564
Цвелев Н. Н. О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) 10 1354
Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области 8 1077
Шилова Н. В. Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) острова Врангеля 5 644
Шмидт В. М. О двух направлениях развития метода конкретных флор . . 12 1658
Яковлев М. С., Г. К. Алимова. Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*) 1 12

Методика ботанических исследований

Василевич В. И., Н. А. Устюхина. Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ 1 48

Генкал С. И., И. М. Балонов. Хранение препаратов водорослей для трансмиссионного электронного микроскопа 11 1578
Герасименко Г. Г. Применение статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке 9 1216
Гуревич Л. С., А. М. Беккер. Применение новой флуориметрической методики для количественного определения индолилуксусной кислоты в растительных тканях 10 1400
Денисова Н. И. Ускоренный способ засушивания растений 2 197
Дымина Г. Д. Методика определения хозяйственной продуктивности травостоя в луговых сообществах по хозяйственным группам 1 53
Ильина И. С., Н. В. Кобелева. Опыт количественного анализа геоботанической карты с целью районирования 10 1383
Лукницкая А. Ф., В. Н. Максимов. Применение метода математического планирования эксперимента при культивировании десмидиевых водорослей 4 499
Миркин Б. М., Д. Н. Карпов, О. А. Максимова. Оценка среды по растительности с использованием групповых индексов 12 1709
Нешатаев Ю. Н. Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ для целей классификации растительности 5 653
Федорчук В. Н. Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ 6 859
Филиппенко В. Н. Использование эпоксидных смол в световой микроскопии для заливки вакуолизированных растительных тканей . . . 7 926

Новые таксоны

Бочанцев В. П. Новый вид рода *Gypsophila* L. из Таджикистана 4 511
Бочанцев В. П. Новый род *Chenoleoides* (Ulbrich) Botsch. (*Chenopodiaceae*) 10 1408
Бочанцева В. В. Новый род *Asterotricha* V. Bocz. (*Crucifreae*) из Казахстана 7 930
Ильинская И. А. Новые ископаемые виды *Populus* и *Ampelopsis* из Зайсанской впадины 11 1580
Пименов М. Г. Два новых вида рода *Ferula* L. из Киргизии 9 1230

Сообщения

Агапова Н. Д. Кариотипический анализ *Ornithogalum gussonei* Ten. (*Liliaceae*) с территории европейской части СССР 12 1730
Алиев Д. А., Ф. А. Бабаев. Дополнение к флоре мхов водных и заболоченных местообитаний Малого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР) 4 570
Аникушин Н. Ф., С. Н. Ягодка. Ультраструктура *Ochromonas* sp. в условиях автотрофного и гетеротрофного роста 2 267
Аристархова М. Л., Л. К. Иванюкович. Корреляционная структура некоторых количественных признаков культурных видов *Sorghum* 2 219
Аскерова Р. К. Система подсемейства *Cichorioideae* Kitam. (*Asteraceae*) 7 961
Ашуров А. А., Ю. И. Молотковский. Некоторые анатомические и физиологические особенности *Cotoneaster nummularis* (Fisch. et Mey.) (*Rosaceae*) 5 743
Банникова В. А. Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf 7 990
Бардунов Л. В., В. В. Телятьев. Ландыш (*Convallaria keiskei* Miq.) между Уралом и Восточным Забайкальем 9 1290
Басаргин Д. Д. Соотношения флавоноидных соединений у дальневосточных борщевиков (*Heracleum* L.) в течение вегетационного периода 4 512
Белюченко И. С. Изучение сезонного развития некоторых кормовых растений тропиков и субтропиков 3 409
Беляева В. А., В. Н. Сипливинский. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов байкальской флоры. II 6 873
Беркутенко А. Н. *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) на Дальнем Востоке 12 1754
Беркутенко А. Н., Н. Н. Гурзенков. Хромосомные числа и распространение крестоцветных (*Cruciferae*) на юге Магаданской области. I. 11 1595
Блохина Н. И. Древесины хвойных из плиоценовых отложений Тьёрнеса (Исландия) 8 1114
Богданов П. Л. Опыт выращивания сфагновых мхов в изолированной среде 8 1166
Божкова М. Д., Т. А. Глаголева, Л. А. Филиппова. Последействие пониженной ночной температуры на рост и фотосинтетический метаболизм углерода у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. 9 1297

Бочанцева В. В. Забытый вид *Crambe caspica* Hablizl (*Cruciferae*) 10 1440
Бочанцева В. В. Хромосомные числа двух кустарников из сем. *Leguminosae* 10 1441
Будаева С. Э. Закономерности распределения лишайников Баргузинского заповедника (Бурятская АССР) 3 395
Бурыгин В. А., М. Н. Давлетшина. Об изменчивости листьев верблюжьей колючки *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Desv. (*Fabaceae*) . . . 11 1615
Варфоломеева Т. А. Основные растительные формации Ижевского водохранилища и их продуктивность 6 896
Васильченко Т. И. Современное состояние местонахождений *Betula humilis* var. *cretacea* Litv. на меловых отложениях в Курской области 10 1428
Веретенников С. С., Н. В. Куприянов. Формирование травяного покрова в культурфитоценозах дуба Горьковской области и Чувашской АССР 5 720
Верещагина В. А. Некоторые эмбриологические особенности гинодиэцичных видов *Echium (Boraginaceae)* 11 1582
Власова Н. А. Эндополиплоидия волоконец хлопчатника 1 99
Гендельс Т. В. Анатомическое строение листа *Aegilops mutica* Boiss. (*Poaceae*) в связи с систематическим положением этого вида 10 1425
Гринталь А. Р. Влияние температуры на скорость дыхания *Laminaria saccharina* 11 1608
Гриценко Н. В., Г. Д. Дымина. Новые виды для флоры Амурской области 2 239
Грубов В. И. Шестое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики 12 1751
Групче Л., Р. Групче. Анабиоз двух видов *Ramondia* (*Gesneriaceae*) Балканского полуострова 10 1454
Гудошников С. В. Особенности моховой флоры хребта Кулумыс в Западном Саяне 2 234
Гудошников С. В. Флора листостебельных мхов Кузедеевского липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау 5 712
Гусев Ю. Д. Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей 3 406
Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области 4 567
Данилова Н. С. О роли аммиака в ростовой реакции корня на условия азотного питания 3 352
Деев С. В., А. Г. Сидорский. Раздельнополые формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР 4 534
Добряков П. М., **Е. В. Симачева.** О флоре Пинежско-Верхнекулойского района (Архангельская область) 9 1244
Дудинский Я. А., В. М. Бажутина. Особенности роста листьев *Typha latifolia* и *Sparganium polyedrum* на начальных этапах их развития 2 263
Егорова Л. И. Кинетика фотосинтеза после воздействия повышенной температуры 7 945
Еремин В. М. Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза 5 700
Железнова Г. В., Р. Н. Шляков. Новые находки редких видов мохообразных на Среднем Тимане (Коми АССР) 5 718
Жузе А. П. К ревизии рода *Bogorovia* Jouse. (*Bacillariophyta*) 9 1232
Жукова А. Л., О. И. Сумина. К флоре печеночных мхов массивов байджарахов острова Котельного (Новосибирские острова) 4 538
Жукова Г. Я., М. С. Яковлев. Хлоропласты почечки зародыша ископаемого плодика лотоса (электронномикроскопическое исследование) 6 869
Жукова П. Г., В. В. Петровский. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II 7 963
Иванова М. М. Особенности растительности на известьсодержащих породах Станового нагорья 5 675
Кабиров Р. Р., Р. Г. Минибаев. О влиянии нанорельефа на особенности пространственного распределения почвенных водорослей 3 373
Кайгородова М. С. Экология цветения и опыления трех видов *Pedicularis (Scrophulariaceae)* в верховьях рек Соби и Ельца (Полярный Урал) 5 726
Камелина О. П., М. С. Яковлев. Развитие пыльника и микрогаметогенез у представителей сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae* 7 932
Каплин В. Г. Структура и особенности формирования кострово-селиновых белосаксаульников восточных Каракумов (Туркменская ССР) 8 1141
Караваев М. Н. О составе синузии напочвенных лишайников в реликтовых степных сообществах Якутии 7 956
Катенин А. Е. К флоре окрестностей горы Ледяной (центральная часть Корякского нагорья) 8 1110
Качура Н. Н. Онтогенез и возрастные группы белокопытника *Petasites amplus* Kit. (*Compositae*) на Сахалине 10 1416

Кашина Т. К. Онтогенез листа *Perilla ocymoides* L. (*Labiatae*) 4 547
Кашина Т. К. О причинах волнистости антиклинальных стенок эпидермальных клеток растений 5 709
Кожевникова С. К., Л. В. Махаева. Дополнения к адвентивной флоре Крыма 4 566
Козлова А. А., Л. А. Малахова, Н. Н. Карташова. Полиморфизм по числу хромосом *Paris quadrifolia* в Приобье 2 249
Коренников С. П., К. П. Гемп. О видовом составе сублиторальных водорослей в районе полуострова Канин 4 561
Котухов Ю. А. *Elymus canadensis* L. — новое заносное растение флоры СССР 7 981
Кочев Хр., Д. Йорданов. Макрофитная растительность придунайских водоемов Болгарии, ее изменение под влиянием человека и охрана 9 1294
Липшиц С. Ю. К познанию рода *Saussurea* DC. 5. . . . . 10 1430
Лукьянова Л. М. Температурная зависимость реакций виолаксантинового цикла в хвое ели (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) при разном освещении 5 738
Львов П. Л. О некоторых замечательных фитоценозах Дагестана 1 114
Макарова И. В. Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее таксономическое значение 11 1589
Малахова Л. А., А. А. Козлова, Н. Н. Карташова. Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. III. Сравнительный анализ кариотипов трех видов борца *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) 8 1137
Мананков М. К. О роли гибберелинов в морфогенезе усов винограда *Vitis vinifera* L. 1 69
Манько Ю. И. О северной границе распространения пихты *Abies sachalinensis* Fr. Schm. на Сахалине 3 393
Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. Морфология *Picea ajanensis* в суровых ветровых условиях 1 78
Маркова Г. И. Динамика развития синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. в группировке шибляка (миндальника эфемерово-ячменного) 3 369
Мартыненко В. А. Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР 10 1441
Матвеев В. И., Е. Г. Бирюкова, Н. С. Симакова, А. М. Зотов. О новых для Куйбышевской и Оренбургской областей видах растений . . . 7 980
Махаева Л. В., С. К. Кожевникова. О межвидовой сопряженности основных сорняков сельскохозяйственных культур горного Крыма . . . 3 378
Махнев А. К., О. В. Коробченко. Аномалии в строении репродуктивных органов *Betula tortuosa* в высокогорьях Приполярного Урала . . . 8 1160
Минина Е. Г., Н. А. Ларионова. Строение и физиологические особенности аномальных женских шишек *Pinus sibirica* Du Tour 4 526
Митина М. Б. Разногодичная изменчивость кривой цветения травяного покрова снытевой дубравы (Белгородская область) 9 1282
Михайлов В. И. Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Baccilariophyta*) в Волжских водохранилищах 4 543
Михайлов В. И. Новые данные о роде *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в водоемах Западного Таймыра 7 950
Михайлов В. И. Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в реликтовых озерах Западного Узбоя (Туркменская ССР) 9 1234
Михеев А. Д. Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных Вод 7 973
Никитичева З. И., Э. С. Терёхин. Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*) 5 690
Николаева М. Г., Д. А. Кнапе. Возникновение покоя в семенах яблони в процессе созревания 3 421
Николаевский В. Г. Количественно-анатомические параметры черешка и листовой пластинки некоторых видов сливовых (*Prunoideae*) в связи с их экологическими особенностями 3 360
Новичкова-Иванова Л. Н. Моховые синузии пустыни Каракум (популяционная структура и продуктивность) 8 1168
Носова Л. И. Цветение и плодоношение *Artemisia rhodantha* Rupr. — доминанта высокогорных пустынь 2 226
Орел Л. И., М. А. Жакова. Дифференциация стенок пыльника и диморфизм тапетума томата *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*) 12 1720
Полежаев А. Н., А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко. К флоре Беринговского района Магаданской области 8 1103
Пономаренко В. В. Существует ли вид *Malus hissarica* Kudr.? 7 993
Потапов Н. Г., В. Н. Филиппенко. Некоторые особенности ультраструктуры наружных клеток корневого чехлика *Zea mays* L. 12 1743
Работнов Т. А., Е. К. Ракитина. Влияние удобрений на растительность мезотрофного сфагнового болота 5 733
Равинская А. П., Е. А. Вайнштейн. Влияние экстрактов из лишайниковых кислот на водоросли 10 1410

Рахманина А. Т. Транспирация растений разных фенологических типов 12 1757
Родионов Б. С. О внутрипоясной дифференциации растительности северного макросклона центральной части Заилийского Алатау . . 2 200
Ростовцева Т. С. Числа хромосом ряда видов сем. *Apiaceae* на юге Сибири 1 93
Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. 8 1133
Сафронова И. Н. Ареалы степных кустарников из рода *Spiraea* L. (сем. *Rosaceae* Juss.) и рода *Caragana* Lam. (сем. *Fabaceae* Lindl.) и сообщества с их участием на территории Казахского мелкосопочника 5 663
Свешникова В. М., Н. И. Бобровская, Ш. Цэнд. Водный режим растений в южной части Монгольской Народной Республики 1 106
Семенова-Тян-Шанская А. М. О сезонном развитии травостоев луговых степей и остепненных лугов 4 572
Скрябин С. З. Фрагменты горной петрофитной степи в низовье реки Токко (Южная Якутия) 12 1748
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов 3 384
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*) 7 969
Солнцева М. П., О. П. Камелина. Двойное оплодотворение и зародыш у *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (*Dipsacaceae*) 2 254
Сумина О. И. Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением 5 682
Тарасов А. О., Е. И. Воробьева. О межвидовой сопряженности видов в сизотипчаково-осочковом (Festuca valesiacae + Carex supina) мозаичном фитоценозе 1 111
Ташмухамедова З. З. Ископаемые древесины хвойных из меловых отложений Ауминзатау (Юго-Западный Кызылкум) 9 1237
Тимохина С. А. *Dontostemon senilis* Maxim (*Cruciferae*) — новый вид во флоре СССР 2 247
Тимохина С. А., В. М. Ханминчун. *Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. et H. Krasch. — новый вид во флоре СССР 5 730
Тихонов В. И. Взаимосвязь структур вегетативного побега *Acer negundo* L. в развитии 6 885
Туганаев В. В., Т. А. Пестерева. Динамика растительности на заброшенных пахотных угодьях южной части Вятско-Камского бассейна (Удмуртия) 9 1265
Тышкевич Г. Л., Г. А. Ковшова. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита *Fagus sylvatica* L. 6 890
Удалова Р. А. Морфогенез проростков эпифитных кактусов родов *Rhipsalis*, *Lepismium* и *Epiphyllopsis* (сем. *Cactaceae*). 1 61
Удра И. Ф. О рефугиумах неморальной флоры в Приамурье. 6 880
Ульянова Т. Н. Сорно-полевая флора Камчатской области 4 555
Ульянова Т. Н. О нахождении *Fumaria officinalis* L. (*Papaveraceae*) на советском Дальнем Востоке 6 894
Фан Фай, В. С. Андреев, Е. Ф. Мелконова. Об эволюции элементов цветка *Nigella damascena* L. (*Ranunculaceae*) 12 1740
Фурса Т. Б., А. В. Корнейчук. Использование статистических методов для эколого-географической дифференциации столового арбуза 4 516
Харкевич С. С., Т. Г. Буч. Сосудистые растения Северной Корякии . . . 8 1089
Худайбердыев Р. Х., У. К. Юнусов. Новый вид *Sahnioxylon* из юрских отложений Ангрена (Узбекистан) 8 1131
Цибанова Н. А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) в северной степи 9 1272
Челебаева А. И. Виды *Myrica* (сем. *Myricaceae*) из миоцена Камчатки 8 1124
Чопанов П., В. Н. Юрцев. Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. II. 9 1240
Чурилова Г. В., Н. М. Грисюк. Изучение морфологического строения листьев для диагностики видов рода *Padus* Mill. 8 1157
Шилова Н. В. Анатомическое строение верхушки побега видов *Saxifraga* L. 2 210
Шлангена Е. З. Хромосомные числа некоторых видов рода *Adonis* L. з СССР (*Ranunculaceae*) 11 1603
Шлотгауэр С. Д. Новые и редкие растения высокогорий Зее-Буреинского флористического района 2 242
Шлякова Е. В. Сегетальная флора Горьковской области 1 84
Шлякова Е. В. Сегетальная флора востока лесной зоны европейской части СССР 7 982
Штромберг А. Я. К биологии семян *Gymnospermium smirnowii* (Trautv). Takht. (*Berberidaceae*) 9 1277
Шулц А. А. Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги 10 1445
Яковлев Г. П. Обзор родов *Zollernia* Nees и *Lecointea* Ducke (*Fabaceae*) 9 1304

Обзорные статьи

Андреева В. М. О некоторых новых и пересмотренных родах порядков *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales* (*Chlorophyta*). (Обзор литературы) 9 1309
Марков М. В. О направлении, развиваемом Джоном Л. Харпером в популяционной экологии растений 7 999
Петрова В. Н. Абсцизовая кислота — гормон растений 7 1004

Охрана растительного мира

Врищ Д. Л. Красивоцветущие травянистые виды Приморского края и их охрана 1 12

Критика и библиография

Арыстангалиев С. А. *С. Ю. Турдиев, Р. В. Седых, В. Т. Эрихман.* Кактусы. Издание 2-е, переработанное и дополненное. 1974 . . . . . 4 580
Бочанцев В. П. (Рецензия). Замечания о «Международном кодексе ботанической номенклатуры» 4 579
Василевич В. И. *Р. Х. Виттекер.* Сообщества и экосистемы. 1975 . . . . 12 1774
Васильков Б. П. *Л. Н. Васильева.* Агариковые шляпочные грибы (пор. *Agaricales*) Приморского края. 1973 . . . . 1 137
Виноградова К. Л. (Рецензия). Успехи альгологии в Японии. 1975 . . . . 7 1027
Габбасов К. К., Б. М. Миркин. *Антон Юрко.* Продромус сообществ порядка *Cynosurion* в Западных Карпатах. 1974 . . . . 12 1778
Гамалей Ю. В. (Рецензия). Транспорт в растениях. I. Флоэмный транспорт. Нов. сер. «Энциклопедия по физиологии растений», 1975, т. 1 7 1026
Горчаковский П. Л. *А. И. Толмачев.* Введение в географию растений (лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958—1971 гг). 1974 . . . . 1 131
Горчаковский П. Л. (Рецензия). Растительный покров Польши. 1972 . . . 7 1017
Кашапов Р. Ш. (Рецензия). Вопросы агрофитоценологии. Сборник научных трудов. 1974 . . . . 12 1784
Котов М. И. *С. С. Фодор.* Флора Закарпатья. 1974 . . . . 5 750
Котов М. И. *И. Т. Васильченко, О. А. Пидотти.* Определитель сорных растений районов орошаемого земледелия. 1975 . . . . 12 1783
Красноборов И. М. *П. Л. Горчаковский.* Растительный мир высокогорного Урала. 1975 . . . . 11 1629
Кузнецов Л. А. (Рецензия). Защита природной среды человека. Коллективная работа, задуманная и спланированная В. Шафером, подготовленная к публикации редколлегией, возглавляемой В. Михайловым, 1973 . . . . 3 428
Кучеров Е. В. *А. И. Шретер.* Лекарственная флора Советского Дальнего Востока 12 1781
Лебедев Д. В. *В. Лярхер.* Физиологическая экология растений. 1975 . . . 9 1333
Лебедев Д. В. (Рецензия). Прогресс в ботанике: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. 1975 . . . . 9 1334
Липшиц С. Ю. *И. Т. Васильченко, Л. И. Васильева.* Гербарии Советского Союза. Справочник. 1975 . . . . 5 779
Лодкина М. М. *Дж. С. Аллен, Дж. Н. Оуенс.* Жизненный цикл Дугласовой пихты 6 901
Лопатин В. Д. (Рецензия). Типы болот СССР и принципы их классификации. 1974 . . . . 10 1482
Манибазар Н., Б. М. Миркин. *Б. Дашням.* Флора и растительность Восточной Монголии. 1974 . . . . 7 1018
Миркин Б. М., Е. П. Матвеева. *Т. А. Работнов.* Луговедение. 1974 1 133
Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. *К. А. Кёршоу.* Количественная и динамическая экология растений. 1974 . . . . 2 284
Миркин Б. М. (Рецензия). Биологические ресурсы и природные условия МНР, тт. 4 и 5 (*А. А. Юнатов.* Пустынные степи Северной Гоби в МНР. 1974. Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. 1974) 7 1020
Павлов В. Н. *Х. Менцель-Теттенборн.* Царство растений. 1974 . . . 11 1625
Сентемов В. В. (Рецензия). Календари природы Сибири. 1975 . . . . . 11 1624
Скворцов А. К. *Г. Н. Горностаев, Н. Н. Забинкова, Н. Н. Каден.* Латинские названия животных и растений. 1974 . . . . 11 1617
Скворцов А. К., В. В. Макаров. *П. З. Босек.* Растения Брянской области. Справочное пособие. 1975 . . . . 12 1787
Тарасевич В. Ф. *Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, т. 1, 1972 . . . . 2 287
Тихомиров В. Н. (Рецензия). Первая сводка об отечественных гербариях. *И. Т. Васильченко, Л. И. Васильева.* Гербарии Советского Союза. 1975 . . . . 10 1479
Украинцева В. *М. Кедвеш.* Палеогеновые ископаемые споровморфы гор Бакони. 1974 . . . . 2 288

Украинцева В. В. *А. Борос, М. Ярай-Комлоди.* Атлас спор современных европейских мхов. 1975 . . . . 7 1023
Черников А. М., А. Е. Бобров. *Т. А. Лукина.* Иоганн Фридрих Эшшольц (1793—1831). Научно-биографическая серия. 1975 . . . . . 7 1024
Шулькина Т. В. *Р. Лакушич. Edraianthus* DC. Природные системы популяций и распространение рода. 1973—1974 . . . . 11 1628
Юрцев Б. А. Общие и региональные вопросы флорогенетики (к обсуждению книги Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии»). 1973 . . . . 10 1468
Юрцев Б. А. *А. Лёве, Д. Лёве.* Цитотаксономический атлас арктической флоры. 1975 . . . . 12 1790

История науки

Генкель П. А. Памяти Александра Германовича Генкеля. (К 100-летию со дня рождения) 2 272

Потери науки

Дервиз-Соколова Т. Г., Л. А. Жукова, И. С. Михайловская, Т. И. Серебрякова, Н. И. Шорина. Памяти Алексея Александровича Уранова (12 I 1901—14 X 1974) 12 1762
Сытник К. М., О. Б. Блюм. Памяти Альфреда Николаевича Окснера (1898—1973) 2 276
Тимофеев В. Е., В. И. Матвеев. Памяти Александра Федоровича Терехова (2 IX 1890—21 XII 1974) 12 1768

Юбилеи и даты

Заленский О. В., М. И. Лютова. Владимир Яковлевич Александров. (К 70-летию со дня рождения) 12 1770
Ткаченко В. С. Гавриил Иванович Билык. (К 70-летию со дня рождения) 9 1329

Ботанические путешествия

Петров В. В. Ботанические впечатления от поездки по Австралии 10 1459

Хроника

Беловашина Н. М., В. А. Чирков. Ботаническому саду в Ярославле 50 лет 10 1486
Боч М. С. Всесоюзное совещание по вопросам охраны болот. (Ленинград, 15 мая 1974 г.) 2 291
Гейдеман Т. С. Гербарий Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР 2 290
Дыренков С. А. Рабочее совещание по вопросам применения математических методов и ЭВМ в лесной типологии. (Рига, 4—6 февраля, 1975 г.) 3 431
Карпенко А. С. Роль картографирования в решении вопросов охраны растительного мира. (По материалам VI Всесоюзной конференции по тематическому картографированию, Киев, 23—25 апреля 1975 г.) 7 1031
Косых В. М. Гербарию Государственного Никитского ботанического сада 60 лет 4 585
Королева О. Я., А. Л. Шаварда. 3-я научная конференция молодых специалистов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР 11 1637
Краснитский А. М. Центрально-Черноземному заповеднику имени профессора В. В. Алехина 40 лет 4 582
Рябов В. А., А. М. Семенова-Тян-Шанская. Научная конференция «Теоретические вопросы Заповедного дела в СССР», посвященная 40-летию Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина (Центрально-Черноземный государственный заповедник, 15—18 сентября 1975) 12 1790
Харкевич С. С., Н. Н. Качура. II сессия Дальневосточного регионального научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира» (Владивосток, 12—14 марта 1975 г.) 3 434
Черников А. М., И. Т. Лысенко, А. Е. Бобров. Всесоюзная научная конференция, посвященная 200-летию со дня рождения академика Г. И. Лангсдорфа «Проблемы исследования Америки в XIX—XX вв.» (Ленинград, 22—24 октября 1974) 1 140
Яковлев М. С., Г. И. Савина. Индо-Советский симпозиум по эмбриологии растений экономического значения (Дели, 26 III 1976) . . . 11 1632

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Губанов И. А. Московское отделение Всесоюзного ботанического общества в 1973—1974 гг. 3 436
Дагис И. К. 25-летие деятельности Литовского ботанического общества 3 443
Куприянова Л. А. Заседание Палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества, посвященное палинологическому исследованию нефти и газа 9 1335
Ткаченко В. С. Украинское ботаническое общество в 1975 году 8 1180
Юркевич И. Д., Н. Ф. Ловчий. Деятельность Белорусского республиканского ботанического общества в 1974 г. 3 438

Письма Редакцию

Нахуцришвили Г. Ш. По поводу письма К. В. Станюковича и О. А. Агаханянца «О статье Г. Ш. Нахуцришвили», опубликованной в Ботаническом журнале № 5, 1974 . . . . 11 1640
Работнов Т. А. По поводу рецензии Б. М. Миркина и Е. П. Матвеевой на книгу «Луговедение» 11 1639

К ст. Фан Фая, В. С. Андреева, Е. Ф. Мелконовой, стр. 1741



Рис. 1. Нормальный цветок *Nigella damascena.*

К стр. 1741



Рис. 2. Многолепестковая форма *Nigella damascena* с тычинками и рыльцами.



Рис. 3. Многолепестковая форма *Nigella damascena* с рыльцами, но без тычинок.



Рис. 4. Полная махровость: многолепестковая форма *Nigella damascena* без тычинок и рылец.



Рис. 5. Многонектарниковая форма *Nigella damascena* с нормальными тычинками и рыльцами.

К стр. 1741



Рис. 6. Многонектарниковая форма *Nigella damascena* с укороченными тычинками и нормальными рыльцами.

К стр. 1746

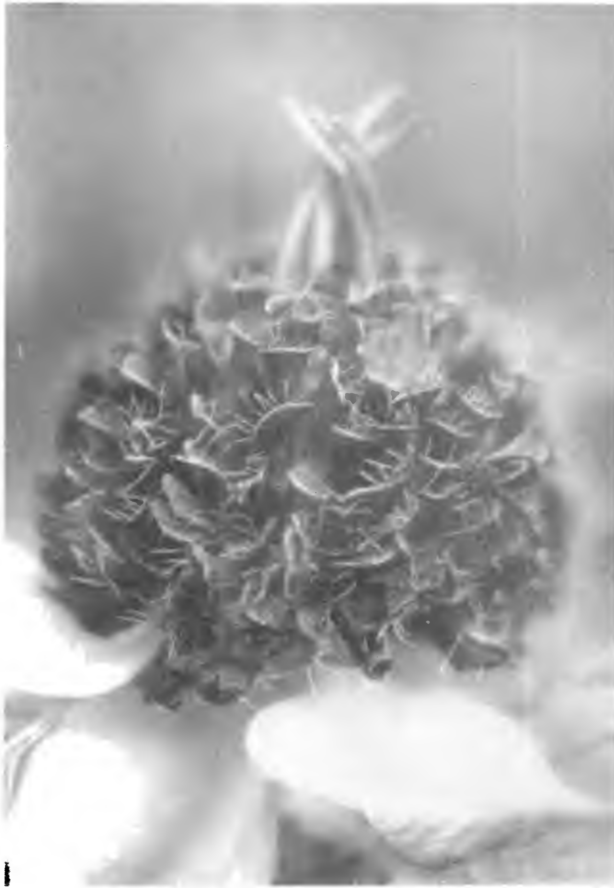


Рис. 7. Многонектарниковая форма *Nigella damascena* с рыльцами, но без тычинок.



Рис. 1. Гербарный экземпляр *Thlaspi kamtschaticum* Karav. с острова Медного (Б. А. Федченко ошибочно определил его как *Eutrema edwardsii* R. Br.).

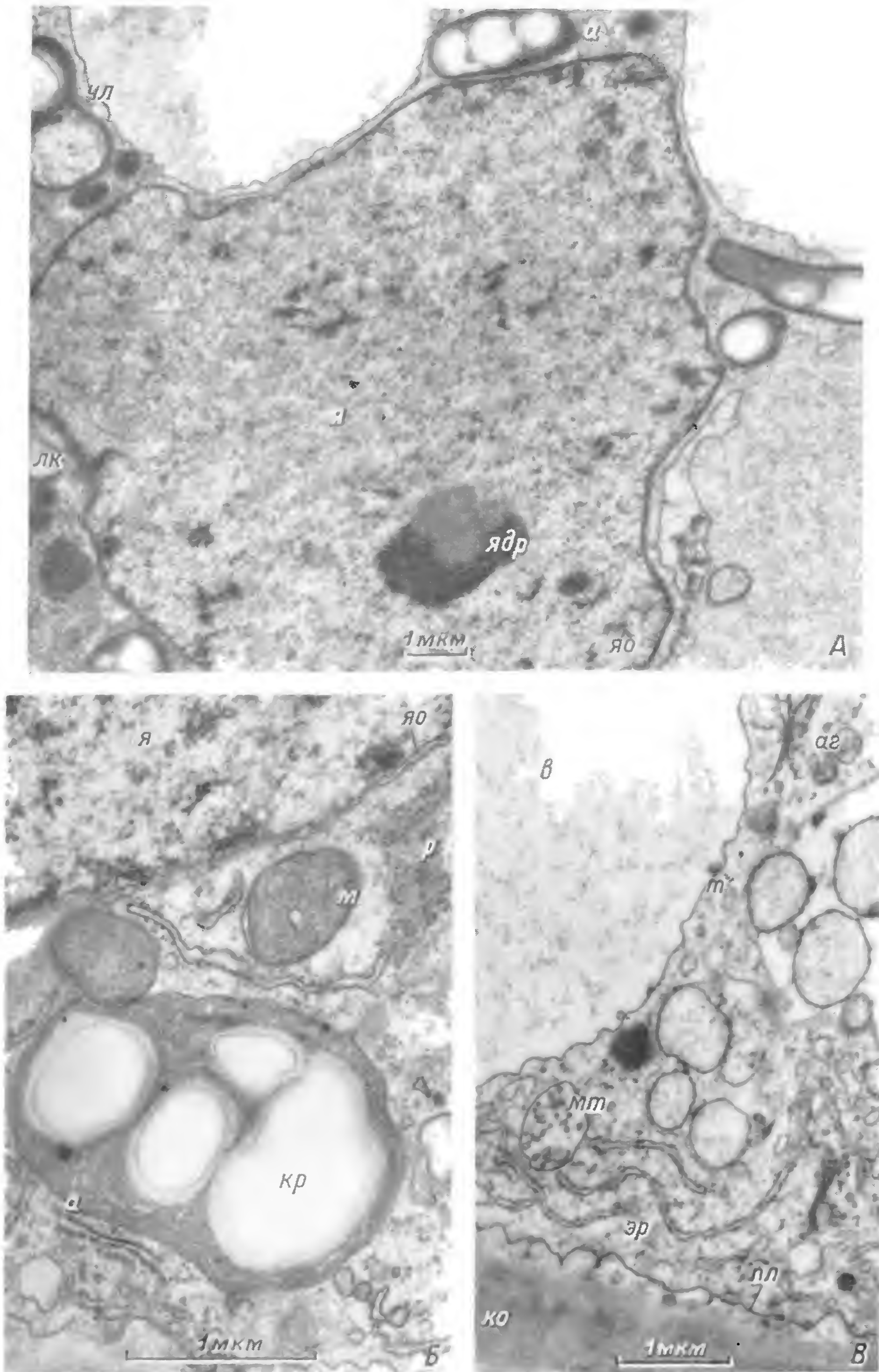
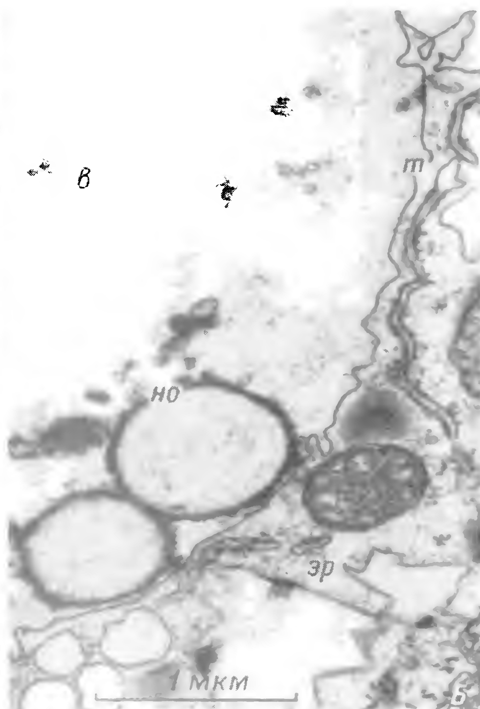


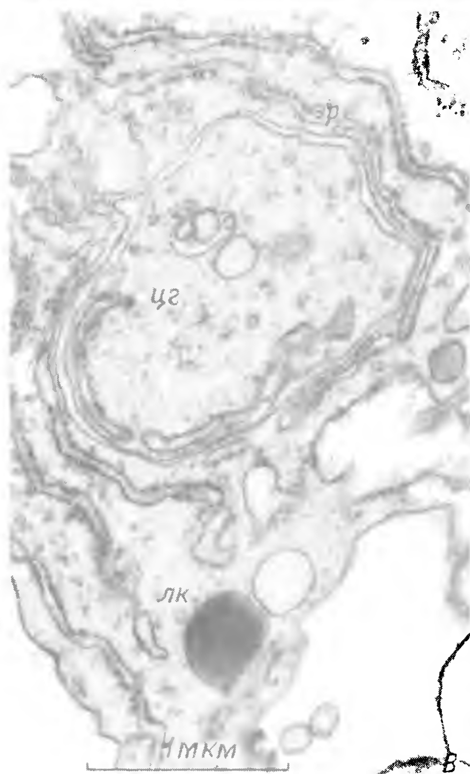
Таблица I

Фрагменты наружных краевых клеток корневого чехлика *Zea mays*.

А — фрагмент цитоплазмы с ядром, в ядрышке выявляются фибриллярный и гранулярный компоненты; *Б* — митохондрии ортодоксального типа и амилопласт с крахмальными зернами; *В* — фрагмент вакуолизирующейся клетки; между плазмалеммой и клеточной оболочкой — отложения аморфного материала и пузырьковидные включения, плазмалемма неровная с глубокими складками. Обозначения к табл. I и II: *а* — амилопласт, *аг* — аппарат Гольджи, *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *кр* — крахмал, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *мт* — мультивезикулярное тело, *но* — неидентифицированное образование, *пл* — плазмалемма, *пс* — полисома, *р* — рибосомы, *т* — тонопласт, *цг* — цитосегресома, *цс* — цитосома, *чл* — чашевидный лейкопласт, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка, *ядр* — ядрышко.







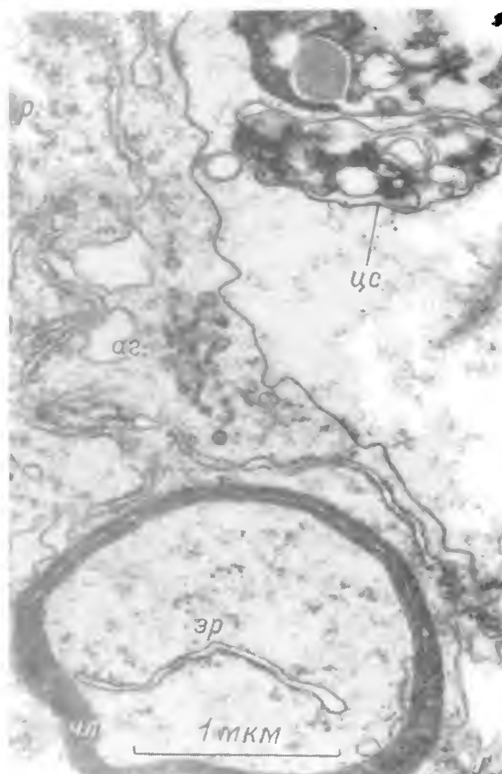


Таблица II

Фрагменты наружных краевых клеток корневого чехлика *Zea mays*.

А — неидентифицированные образования с шероховатой осмиофильной каймой в цитоплазме; *Б* — неидентифицированные образования в вакуоле; *В* — первичная автолитическая вакуоль — цитосегресома, образованная замкнутыми мембранами эндоплазматического ретикулума; *Г* — вторичная автолитическая вакуоль — цитосома; локальный автолиз изолированного чашевидным лейкопластом участка цитоплазмы с рибосомами и мембранами эндоплазматического ретикулума.

Vol. LXI **№ 12**

December, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

N. A. Efimova. Maps of natural vegetation cover productivity on the continents 1641

V. M. Schmidt. On two trends in the development of the method of concrete floras 1658

N. G. Rytova. Morphogenetic factors controling the tillering of grasses in vegetative phase (on the problem of leaf and apical dominance) 1670

V. N. Golubev. Some problems of philomorphogenesis in arboreous and herbaceous life forms of angiosperms 1680

R. E. Levina, A. N. Marasov. Regularities of appearance of heterocarpy in ontogenesis 1686

M. V. Baranova. Peculiarities of bulb morphology and bulb formation in some African *Liliaceae* 1696

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1709

B. M. Mirkin, D. N. Karpov, O. A. Maximova. Evaluation of environmental factors using vegetation species group indices. (1709).

REPORTS 1720

L. I. Oryol, M. A. Zhakova. Differentiation of anther's walls and dimorphism of tapetum in tomato *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*). (1720). — **N. D. Agapova.** The caryotypical analysis of *Ornithogalum gussonei* Ten. (*Liliaceae*) from the European part of the U.S.S.R. (1730). — **Phan Phai, V. S. Andreev, E. F. Melkonova.** On the problem of evolution of the flower elements in connection with genetic studies of *Nigella damascena* L. (*Ranunculaceae*). (1740).— **N. G. Potapov, V. N. Filippenko.** Some ultrastructural peculiarities of the outermost root cap cells in *Zea mays* L. (1743). — **S. Z. Skryabin.** The fragments of a petrophytic mountain steppe in the lower reaches of the Tokko river (Southern Yakutia). (1748). — **V. I. Grubov.** The sixth supplement to the list of flora of Mongolian People's Republic. (1751). — **A. N. Berkutenko.** *Eutrema edwardsii* R. Br. and *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) on the Soviet Far East. (1754).— **A. T. Rakhmanina.** Transpiration in plants of different phenological types. (1757).

LOSSES OF SCIENCE 1762

T. G. Derviz-Sokolova, L. A. Zhukova, I. S. Mikhailovskaya, T. I. Serebryakova, N. I. Shorina. In memoriam Aleksei Aleksandrovich Uranov (12 I 1901—14 X 1974). (1762).—**V. E. Timofeev, V. I. Matveev.** In memoriam Aleksandr Fyodorovich Terekhov (2 IX 1890—21 XII 1974). (1768).

ANNIVERSARIES 1770

O. V. Zalensky, M. I. Lyutova. Vladimir Yakovlevich Aleksandrov (towards the 70th anniversary of birth). (1770).

REVIEWS 1774

V. I. Vasilevich. *R. H. Whittaker.* Communities and ecosystems. 1975. (1774). — **K. K. Gabbasov, B. M. Mirkin.** *Anton Jurko.* Prodromus der Cynosurion-Gesellschaften in den Westkarpaten. 1974. (1778). — **E. V. Kucherov.** *A. I. Shreter.* Medicinal flora of Soviet Far East. (1781). — **M. I. Kotov.** *I. T. Vasilchenko, O. A. Pidotti.* The hand-book of ruderal plants of irrigated agriculture regions. 1975. (1783). — **R. Sh. Kashapov.** (A review). Problems of agrophytocoenology. A symposium. 1974. (1784). — **A. K. Skvortsov, V. V. Makarov.** *P. Z. Bosek.* Plants of the Bryansk province. (1787). **B. A. Yurtsev.** *A. Löve* and *D. Löve.* Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. 1975. (1790).

CHRONICLE 1802

V. A. Ryabov, A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya. Scientific conference «Theoretic problems of reservation work in the U.S.S.R.», dedicated to the fortith anniversary of the Central Chernozem State reservation named after professor V. V. Alekhin. (Central Chernozem State reservation, 15—18 IX 1975). (1802).

Index to the volume LXI (1976) 1808

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Н. А. Ефимова. Карты продуктивности природных растительных покровов континентов 1641
В. М. Шмидт. О двух направлениях развития метода конкретных флор 1658
Н. Г. Рытова. Морфогенетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании) 1670
В. Н. Голубев. Некоторые вопросы филоморфогенеза древесных и травянистых жизненных форм покрытосеменных 1680
Р. Е. Левина, А. Н. Марасов. Закономерности проявления гетерокарпии в онтогенезе 1686
М. В. Баранова. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке 1696

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1709

Б. М. Миркин, Д. Н. Карпов, О. А. Максимова. Оценка среды по растительности с использованием групповых индексов. (1709).

СООБЩЕНИЯ 1720

Л. Н. Орел, М. А. Жакова. Дифференциация стенок пыльника и диморфизм тапетума томата *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*). (1720). — **Н. Д. Агапова.** Кариотипический анализ *Ornithogalum gussonei* Ten. (*Liliaceae*) с территории европейской части СССР. (1730). — **Фан Фай, В. С. Андреев, Е. Ф. Мелконова.** К вопросу об эволюции элементов цветка в связи с генетическими исследованиями *Nigella damascena* L. (*Ranunculaceae*). (1740). — **Н. Г. Потапов, В. Н. Филиппенко.** Некоторые особенности ультраструктуры наружных клеток корневого чехлика *Zea mays* L. (1743). — **С. З. Скрябин.** Фрагменты горной петрофитной степи в низовье реки Токко (Южная Якутия). (1748). — **В. И. Грубов.** Шестое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. (1751). — **А. Н. Беркутенко.** *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) на Дальнем Востоке. (1754). — **А. Т. Рахманина.** Транспирация растений разных фенологических типов. (1757).

ПОТЕРИ НАУКИ 1762

Т. Г. Дервиз-Соколова, Л. А. Жукова, И. С. Михайловская, Т. И. Серебрякова, Н. И. Шорина. Памяти Алексея Александровича Уранова (12 I 1901—14 X 1974). (1762). — **В. Е. Тимофеев, В. И. Матвеев.** Памяти Александра Федоровича Терехова (2 IX 1890—21 XII 1974). (1768).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1770

О. В. Заленский, М. И. Лютова. Владимир Яковлевич Александров (к 70-летию со дня рождения). (1770).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1774

В. И. Василевич. *Р. Х. Виттекер.* Сообщества и экосистемы. 1975. (1774). — **К. К. Габбасов, Б. М. Миркин.** *Антон Юрко.* Продромус сообществ порядка Cynosurion в Западных Карпатах. 1974. (1778). — **Е. В. Кучеров.** *А. И. Шретер.* Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. (1781).— **М. Н. Котов.** *И. Т. Васильченко, О. А. Нидотти.* Определитель сорных растений районов орошаемого земледелия. 1975. (1783). — **Р. Ш. Кашапов.** (Рецензия). Вопросы агрофитоценологии. Сборник научных трудов. 1974. (1784). **А. К. Скворцов, В. В. Макаров.** *П. З. Босек.* Растения Брянской области. Справочное пособие. 1975. (1787). — **Б. А. Юрцев.** *А. Лёве, Д. Лёве.* Цитотаксономический атлас арктической флоры. 1975. (1790).

ХРОНИКА 1802

В. А. Рябов, А. М. Семенова-Тян-Шанская. Научная конференция «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР», посвященная 40-летию Центрально-Черноземного государственного заповедника им В. В. Алехина (Центрально-Черноземный государственный заповедник 15—18 сентября 1975). (1802).

Указатель тома 61 (1976) 1808